Nicholas J. Gotelli
Ecologia
QUARTA EDIÇÃO
editora
PLANTA

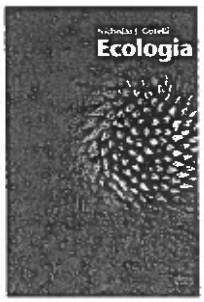
Ecologia

quarta edição

Nicholas J. Gotelli

Universidade de Vermont

editora
PLANTA



A CAPA

Palitos de dente. Na natureza, nem sempre a realidade se mostra facilmente. Neste livro, voce encontrará ferramentas para enxergar os padrões verdadeiros da natureza.

Esses padrões são revelados capítulo a capítulo, assim como a ilustração que abre cada um deles.

Copyright © Sinauer Associates

Capa: Visualitá Programação Visual

Diagramação: Marcelo C.Manduca

Revisão: Angela Midori F. Pacheco

Efraim Rodrigues

Dados de catalogação na Publicação (CIP) Internacional

Gotelli, Nicholas J.

Ecologia Quarta Edição/ Nicholas J. Gotelli tradução Gonçalo Ferraz e Heloísa Micheletti- Londrina:

Editora Planta

Titulo Original:

A Primer of Ecology Fourth Edition/ Nicholas J. Gotelli - Sinauer Associates

Inclui bibliografia

1.Ecologia 2.Modelos Matemáticos 3.Populações 4.Comunidades

CDU 577.486
CDD 639.9

ISBN 85-99144-04-9

Depósito legal na Biblioteca Nacional

Impresso no Brasil Printed in Brazil

2009

Sumário

PREFÁCIO À EDIÇÃO BRASILEIRA VII
Agradecimentos VIII
A Organização deste Livro IX
O Conteúdo deste Livro X
Precedentes deste Livro XI
Algumas Idéias para o Professor XI
AO ALUNO XIII

Capítulo 1: Crescimento Exponencial 1
PREVISÕES E APRESENTAÇÃO DO MODELO 2
Elementos do Crescimento Populacional 2
Projetando o Tamanho da População 6
Calculando o Tempo de Duplicação 8
PRESSUPOSTOS DO MODELO 9
VARIAÇÕES DO MODELO 11
Crescimento Contínuo versus Crescimento Discreto 11
Estocasticidade Ambiental 14
Estocasticidade Demográfica 16
EXEMPLOS EMPÍRICOS 20
Faisões da Ilha *Protection* 20
Ursos Pardos do Parque Nacional de *Yellowstone* 21
PROBLEMAS 24

Capítulo 2: Crescimento Logístico de Populações 25

APRESENTAÇÃO E PREVISÕES DO MODELO 26
Denso-Dependência 26
Capacidade de Suporte 28
PRESSUPOSTOS DO MODELO 31
VARIAÇÕES DO MODELO 32
Retardos 32
Crescimento Populacional Discreto 34
Variação Aleatória da Capacidade de Suporte 38
Variação Periódica na Capacidade de Suporte 39
EXEMPLOS EMPÍRICOS 40
O Tico-Tico Cantador da Ilha de Mandarte 40
Dinâmica Populacional de Ascídias Subtidais 42
Crescimento Logistico e o Colapso das Populações Pesqueiras 44
PROBLEMAS 48

Capítulo 3: Crescimento Populacional Estruturado 49

APRESENTAÇÃO E PREVISÕES DO MODELO 50
Crescimento Exponencial com Estrutura Etária 50
Notação para Idades e Classes Etárias 50
O Perfil de Fecundidade [$b(x)$] 52
O Perfil de Sobrevivência [$l(x)$] 53
Perfis de Fecundidade na Natureza 53
Perfis de Sobrevivência na Natureza 55
Probabilidade de Sobrevivência [$g(x)$] 55
Calculando a Taxa Líquida de Reprodução (R_0) 57
Calculando o tempo de Geração (G) 57
Calculando a Taxa Intrínseca de Crescimento (r) 58
Descrevendo a Estrutura Etária da População 59
Calculando Probabilidades de Sobrevivência para Classes Etárias (P_i) 60
Calculando Fertilidades para Classes Etárias (F_i) 61
Matriz de Leslie 62
Distribuições Etárias Estáveis e Estacionárias 63
PRESSUPOSTOS DO MODELO 66
VARIAÇÕES DO MODELO 67

Derivação da Equação de Euler 67
Valor Reprodutivo 68
Estratégias de Vida 70
Crescimento Populacional com Estrutura de Tamanhos e de Estados 72
EXEMPLOS EMPÍRICOS 75
Tabelas de Vida para Esquilos-do-Chão 75
Matriz de Projeção de Estados para o Cardo 78
PROBLEMAS 81

Capítulo 4: Metapopulações 83
APRESENTAÇÃO E PREVISÕES DO MODELO 84
Metapopulações e Risco de Extinção 85
Um Modelo de Dinâmica de Metapopulações 87
PRESSUPOSTOS DO MODELO 89
VARIAÇÕES DO MODELO 90
Modelo de Ilha-Continente 90
Colonização Interna 91
O Efeito de Resgate 93
Outras Variações 94
EXEMPLOS EMPÍRICOS 96
A Borboleta-de-São-Francisco 96
Besouros Carabídeos em Brejos da Holanda 97
PROBLEMAS 100

Capítulo 5: Competição 101
APRESENTAÇÃO E PREVISÕES DO MODELO 102
Interações Competitivas 102
O Modelo de Competição de Lotka-Volterra 103
Coeficientes de Competição 104
Soluções de Equilíbrio 105
O Espaço de Fase 106
Soluções Gráficas para o Modelo de Competição de Lotka-Volterra 110
O Princípio da Exclusão Competitiva 114
PRESSUPOSTOS DO MODELO 117

VARIAÇÕES DO MODELO 117
Predação Intraguilda 117
EXEMPLOS EMPÍRICOS 119
Competição entre Invertebrados de Areias Interdidais 119
A Forma de uma Isoclina de Gerbil 122
PROBLEMAS 127

Capítulo 6: Predação 129

APRESENTAÇÃO E PREVISÕES DO MODELO 130
Modelando o Crescimento Populacional das Vítimas 130
Modelando o Crescimento Populacional dos Predadores 131
Soluções de Equilíbrio 132
Soluções Gráficas para o Modelo de Competição de Lotka-Volterra 133
VARIAÇÕES DO MODELO 137
Incorporando uma Capacidade de Suporte para a Vítima 138
Modificando a Resposta Funcional 140
O Paradoxo do Enriquecimento 145
Incorporando outros Fatores na Isoclina da Vítima 147
Modificando a Isoclina do Predador 148
EXEMPLOS EMPÍRICOS 151
Ciclos Populacionais de Lebres e Linces 151
Ciclos Populacionais do Lagópode Escocês 154
PROBLEMAS 158

Capítulo 7: Biogeografia de Ilhas 159

PRESSUPOSTOS DO MODELO 138
APRESENTAÇÃO E PREVISÕES DO MODELO 160
A Hipótese da Diversidade de Habitat 162
A Relação Espécies-Área 160
O Modelo de Equilíbrio da Biogeografia de Ilhas 163
PRESSUPOSTOS DO MODELO 169
VARIAÇÕES DO MODELO 170
Curvas não-lineares de Imigração e Extinção 170
Efeitos de Área e de Distância 171

O Efeito de Alvo 173
O Efeito de Resgate 172
O Modelo de Amostragem Passiva 173

EXEMPLOS EMPÍRICOS 176
Aves Nidificantes de *Eastern Wood* 178
Aves Nidificantes nas Ilhas do Lago *Pymatuning* 178
Insetos em Ilhas de Mangue 176

PROBLEMAS 181

Capítulo 8: Sucessão 183

APRESENTAÇÃO E PREVISÕES DO MODELO 184
Três Modelos Verbais de Sucessão 184
Definindo os Estados 187
Modelos Matriciais de Sucessão 187
Construindo um vetor de Estados 188
Especificando a Unidade do Tempo 188
Construindo a Matriz de Transição 189
Diagramas de Setas 190
Projetando a Transformação da Comunidade 190
Determinando o Equilíbrio 192
Matrizes de Transição e Vetores de Estados: Duas Interpretações 194

PRESSUPOSTOS DO MODELO 194

VARIAÇÕES DO MODELO 195
Modelo de Facilitação 196
Regresso aos Modelos de Sucessão 196
Modelo de Inibição 198
Modelo de Tolerância 198
Outros Modelos 199
Comparações entre Modelos 199

EXEMPLOS EMPÍRICOS 202
Dinâmica Markoviana na Vegetação de um Deserto 202
Modelos de Sucessão em Recifes de Coral 204

PROBLEMAS 208

Capítulo 9: Medindo a Diversidade de Espécies 209

INTRODUÇÃO 210
Uma Caminha na Floresta 210
A Organização de Dados de Biodiversidade 212
UMA SALADA DE FRUTAS DE DIVERSIDADE 213
Besouros Carabeídeos em Plantações de Pinheiro 214
RAREFAÇÃO 216
Estendendo a Curva de Rarefação 218
Pressupostos da Rarefação 219
Rarefaçào Baseada em Indivíduo e em Amostra 220
Calculando a Curva de Rarefação e sua Variância 221
RIQUEZA E DENSIDADE DE ESPÉCIES 223
ESTIMADORES DE RIQUEZA DE ESPÉCIES 224
EQUITABILIDADE DE ESPÉCIES 225
RESUMO 229
PROBLEMAS 230
APÊNDICE 231
Construindo um Modelo Populacional 231
A Derivada: Velocidade da População 231
Modelando o Crescimento da População 233
Achando a Solução de Equilíbrio 235
Analisando a Estabilidade do Equilíbrio 235
A Integral: Projetando o Crescimento da População 240
GLOSSÁRIO 243
LITERATURA CITADA 267
ÍNDICE REMISSIVO 277

Prefácio à Edição Brasileira

Este livro nasceu do meu desapontamento com os grandes manuais de ecologia – eles são caros para o estudante e sempre têm muito mais material do que eu posso apresentar num curso semestral de ecologia e evolução. Apesar do seu tamanho, a maioria destes livros não consegue ajudar os alunos na tarefa mais difícil dos cursos de ecologia: a compreensão dos modelos matemáticos. Muitos textos modernos excluem ou diluem o material matemático e quantitativo, deixando o aluno com um produto intelectualmente desventrado. Alguns textos (e professores) mais tradicionais, que optam por apresentar os modelos matemáticos também falham ao assumir que os detalhes matemáticos são óbvios, passando por cima das derivações e deixando de apresentar sucinta e explicitamente os pressupostos e as previsões de cada modelo.

Após alguns anos de ensino, eu decidi transformar minha apostila de ecologia num texto que resolvesse estes problemas. Eu não sou matemático, nem recebi treinamento formal em estatística ou modelagem. Este livro representa minha tentativa "autodidata" de entender a matéria, de forma a poder explicá-la mais claramente aos meus alunos. Desde a publicação original em 1995, o livro passou por três edições e foi usado por milhares de estudantes em centenas de faculdades e universidades. Tenho a maior satisfação na publicação desta edição em Português e espero que o livro encontre uma audiência receptiva entre os estudantes e cientistas de língua Portuguesa no Brasil e em outras partes do mundo.

O título original deste livro, em Inglês, é "*A Primer of Ecology*", que significa literalmente "Uma Cartilha de Ecologia". Tanto o Inglês '*primer*' como o Português "cartilha" designam um texto simples e elementar, apropriado para o ensino de material básico a crianças. Pode parecer estranho aplicar este título a um livro cheio de fórmulas matemáticas, mas na verdade o nome é bem apropriado. Este texto apresenta os elementos centrais da ecologia e explica os fundamentos matemáticos desses elementos de forma simples e em linguagem direta.

Embora a população mundial de humanos e de cientistas continue aumentando exponencialmente, a comunidade global de ecólogos é surpreendentemente pequena. Por isso, existe uma boa chance de nossos caminhos se cruzarem um dia. Se isso acontecer, eu gostaria muito de conhecer você. Gostaria de conversar sobre a sua pesquisa e suas aulas e até talvez de tomar com você a minha primeira vitamina ! (veja Capítulo 5, página 102)

AGRADECIMENTOS

Primeiro, agradeço ao Gonçalo Ferraz por me contactar propondo a tradução desta "cartilha" do seu original em Inglês, para o Português. A boa tradução do Gonçalo preservou tanto o estilo como os detalhes do original, permitindo até que eu corrigisse alguns erros nos problemas do Capítulo 8. O seu trabalho e entusiasmo criaram este livro em bem menos tempo do que eu imaginei possível. Estou grato a todos os alunos e professores que testaram a "cartilha" e me enviaram sugestões e comentários ao longo dos últimos 10 anos. Peter Bayley, Stewart Berlocher, Carol Boggs, e Sharon Strauss partilharam comigo as reações detalhadas dos seus alunos. Tony Pakes me educou com respeito às sutilezas das equações de crescimento estocástico. Steve Jenkins e Juan Martinez-Gómez encontraram separadamente um erro insidioso na equação do valor reprodutivo.

Gonçalo Ferraz agradece a Angela Midori F. Pacheco pela incansável atenção ao detalhe na revisão do texto em Português. Jerry Penha foi o primeiro colega brasileiro a sugerir a necessidade desta tradução. O entusiasmo do Jerry e dos seus colegas na Universidade Federal de Mato Grosso convenceram o Gonçalo da viabilidade de uma edição brasileira. Efraim Rodrigues, da Editora Planta, acolheu a idéia logo após o primeiro contato e conduziu eficazmente todos os procedimentos necessários para a publicação do livro. Vários colegas do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, em Manaus, responderam a freqüentes consultas sobre detalhes de tradução, em particular, Henrique Nascimento, Tiago Izzo e Ana Andrade. José Luis Camargo e André Levy revisaram a tradução do glossário, numa tentativa de uniformizar a terminologia ecológica de Portugal e do Brasil.

Cada capítulo do original beneficiou de revisões detalhadas por um número de colegas, incluindo Hal Caswell, Rob Colwell, Andy Dobson, Lev Ginzburg, Bob Holt, Steve Jenkins, Mark Lomolino, Bob May, Janice Moore, Craig Osenberg, Mary Price, Bob Ricklefs, Joe Schall, Peter Stiling, Nick Waser e Guiyan Yan. O Capítulo 5 deve particularmente a Rob Colwell. A organização deste capítulo, a reformulação do princípio de exclusão competitiva e a "analogia da vitamina" vieram todos dos meus apontamentos da disciplina de ecologia de comunidades lecionada por Colwell na graduação da Universidade da Califórnia, em Berkeley (Inverno de 1980). Shahid Naeem desenhou as ilustrações da capa e dos cabeçalhos dos capítulos na edição norte-americana; Neil Buckley corrigiu

minha gramática e detectou atentamente vários erros de digitação nas edições em Inglês. Agradeço a Gary Entsminger pelas extensas conversas sobre a natureza dos modelos ecológicos, conselhos práticos de programação e todas as firulas de guitarra que eu roubei dele ao longo dos anos. Acima de tudo, agradeço à minha esposa, Maryanne Kampmann, pelo seu amor e apoio, e por cuidar do jardim em frente à minha janela enquanto eu escrevia.

A ORGANIZAÇÃO DESTE LIVRO

Neste livro, eu tento fazer uma apresentação concisa, mas detalhada dos principais modelos matemáticos da ecologia de populações e de comunidades. Todos os capítulos seguem o mesmo formato:

Apresentação e Previsões do Modelo deriva os modelos com base em princípios básicos para que os alunos possam entender de onde vêm as equações. As equações essenciais são assinaladas a sombreado, mas também se apresentam algumas expressões algébricas intermediárias que servem apenas para mostrar ao leitor como se chega do ponto A ao ponto B. Depois de esclarecer as equações, partimos para a explicação das previsões do modelo. Eu me baseei principalmente em métodos gráficos porque estes tendem a ser mais didáticos que as soluções algébricas das equações. Embora a maioria dos modelos deste livro utilize equações diferenciais contínuas, o aluno não precisa integrar nem diferenciar equações para poder acompanhar o material. Em vez disso, eu coloquei ênfase na interpretação biológica das variáveis do modelo e em como as previsões mudam em função das alterações nestas variáveis. O material apresentado nesta seção, em cada capítulo, aparece de uma forma ou de outra em quase todos os cursos introdutórios de ecologia.

Pressupostos do Modelo lista os pressupostos matemáticos e biológicos subjacentes às equações. Este material é apresentado em quase todos os livros de texto, mas normalmente aparece espalhado ou escondido no meio do texto.

Variações do Modelo explica modelos relacionados que normalmente se podem derivar a partir do levantamento de um ou mais pressupostos básicos. Nesta seção, eu incluí tópicos apropriados para cursos avançados ou de graduação, incluindo modelos de estocasticidade ambiental e demográfica, modelo de crescimento populacional com estrutura de estados, isoclinas predador-presa não lineares, predação intraguilda e amostragem passiva.

Exemplos Empíricos inclui dois ou três estudos de campo que ilustram a utilidade dos modelos. Os exemplos se restringem a estudos de campo que realmente medem parâmetros relevantes para os modelos, embora em alguns casos tenha sido muito difícil encontrar exemplos apropriados. Normalmente, os estudos em que os modelos não conseguem prever os padrões observados na natureza são mais instrutivos que aquele que tem um sucesso aparente.

Problemas dão ao aluno a oportunidade de trabalhar com as equações e entender o seu comportamento através da introdução de valores numéricos. Os exercícios consistem em "histórias empíricas" altamente simplificadas que, no entanto, ensinam o aluno a aplicar os conceitos do modelo a dados empíricos e permitem uma compreensão mais intuitiva das equações. Apresentam-se também soluções detalhadas de cada conjunto de problemas. Os problemas avançados, correspondentes ao material em "Variações do Modelo", aparecem marcados com um asterisco.

Os símbolos e os nomes das variáveis são uma causa freqüente de confusão entre os alunos. Eu tentei utilizar os símbolos que aparecem na maioria dos livros de ecologia, mas introduzi algumas alterações que me pareciam mais claras. Por consistência, o texto em Português utiliza exatamente os mesmos símbolos e nomes de variáveis da edição original. Este livro inclui muito poucas referências à literatura, que aparecem apenas como uma ligação às fontes das equações e dos exemplos. Novos termos são introduzidos em **negrito** e explicados com maior detalhe no Glossário. O Apêndice apresenta uma breve explicação de como (e por que) as equações diferenciais são utilizadas em ecologia.

O CONTEÚDO DESTE LIVRO

Os Capítulos 1-4 apresentam modelos de uma só espécie, enquanto os Capítulos 5-7 apresentam modelos de duas ou mais espécies. No Capítulo 1, o modelo de crescimento exponencial é desenvolvido cuidadosamente a partir de princípios básicos. Os tópicos avançados incluem a estocasticidade ambiental e demográfica. No Capítulo 2, aparece o modelo de crescimento logístico, desenvolvido como uma extensão do modelo de crescimento exponencial que incorpora denso-dependência nas taxas de natalidade e mortalidade. Também se descreve o crescimento discreto com caos, assim como variações aleatórias e periódicas na capacidade de suporte. O Capítulo 3 cobre o crescimento exponencial em populações com estrutura etária. Neste caso, os tópicos avançados incluem a derivação da equação de Euler, o valor reprodutivo e os modelos matriciais com estrutura de estados.

O Capítulo 4 reflete meu próprio interesse nos modelos de metapopulação. Estes modelos levantam o pressuposto irrealista da ausência de migração de indivíduos, e apresentam as equações mais simples para populações abertas. Existe uma analogia estreita entre os nascimentos e mortes de indivíduos numa população local e a colonização e extinção de populações numa metapopulação. Também existe uma forte ligação conceitual entre os modelos monoespecíficos de metapopulação e o modelo de biogeografia de ilhas de MacArthur-Wilson, que é desenvolvido no Capítulo 7. Embora os modelos de metapopulação estejam apenas começando a aparecer nos livros de texto, eles são uma ferramenta importante no estudo da dinâmica de populações em paisagens fragmentadas e podem ter aplicações na biologia de conservação.

Os Capítulos 5 e 6 fazem a apresentação corrente dos modelos de competição e predação com duas espécies, e incluem algumas variações mais complexas com isoclinas não-lineares. O Capítulo 5 desenvolve um modelo de predação intraguilda, onde uma espécie atua simultaneamente como predador e competidor. O Capítulo 6 inclui uma discussão de modelos de parasita-hospedeiro e toca brevemente no problema dos ciclos populacionais. Ambos os capítulos colocam ênfase na utilização de diagramas de espaço de fase como uma importante ferramenta gráfica da modelagem em ecologia. O Capítulo 7 apresenta o modelo de equilíbrio de MacArthur-Wilson como uma possível explicação para a relação espécies-área. Os modelos de diversidade de habitat e de amostragem passiva são também apresentados como hipóteses alternativas.

O Capítulo 8 apresenta um modelo de Markov da sucessão ecológica. Este modelo fornece uma estrutura simples para entender como as comunidades mudam ao longo do tempo e pode ser relacionado com descrições anteriores de facilitação, inibição e tolerância. Ele assenta nas técnicas de multiplicação de matrizes que foram introduzidas no Capítulo 3, no contexto da matriz de Leslie.

PRECEDENTES DESTE LIVRO

Este livro foi inspirado por dois textos de ecologia anteriores. O primeiro foi "*A Primer of Population Biology*" de E. O. Wilson e W. H. Bossert. Este livro notável, publicado originalmente em 1971, tem sido usado por milhares de estudantes. A sua prosa concisa, tamanho modesto e problemas quantitativos introduziram uma geração de estudantes aos aspectos matemáticos da ecologia e da genética de populações. O segundo foi "*Theoretical Ecology*", editado por R. M. May. Os capítulos de revisão escritos por May forneceram uma estrutura concisa para os Capítulos 1, 2, 5, e 6 deste livro, que apresentam praticamente o mesmo material, de uma forma expandida.

Sob o risco de repetir o óbvio, esta "cartilha" não substitui um livro de texto extensivo. Pela sua brevidade, ela ignora completamente muitos tópicos importantes da ecologia, que não são facilmente resumíveis em modelos matemáticos simples. Eu espero que o seu formato conciso e o preço modesto justifiquem o seu uso como um texto suplementar. Se esta "cartilha" ajudar os estudantes a entender o desenvolvimento, aplicação e limitações dos modelos matemáticos em ecologia, então eu terei atingido o meu objetivo.

ALGUMAS IDÉIAS PARA O PROFESSOR

Esta "cartilha" foi planejada tendo em mente dois tipos de disciplina. Primeiro, ela pode servir como um texto suplementar em grandes disciplinas introdutórias de ecologia para alunos da graduação. O material incluído em "Apresentação e Previsões do Modelo" e "Pressupostos do modelo" assume que os alunos tiveram apenas o equivalente a um semestre de cálculo e que provavelmente já

esqueceram quase tudo o que aprenderam. Na minha disciplina introdutória na Universidade de Vermont (> 100 alunos), eu ensino todo o material básico dos Capítulos 1, 2, 3, 5, 6, e 7. Embora eu não explique as equações do Capítulo 4, eu incluo os princípios básicos de metapopulações e alguns exemplos empíricos. Todos os problemas sem asterisco, em qualquer dos capítulos, são apropriados para uma disciplina introdutória.

Eu também uso este livro numa disciplina de ecologia de comunidades (< 25 alunos), com alunos avançados da graduação e alunos do primeiro ano da pós-graduação. Nesta disciplina, eu trato o material introdutório como uma revisão concisa e gasto mais tempo desenvolvendo os tópicos em "Variações do Modelo". Este material mais avançado assume um conhecimento mínimo de cálculo e algum nível de contato com conceitos básicos de probabilidades e estatística, médias e variâncias. Alguns conhecimentos de álgebra de matrizes são úteis, mas não indispensáveis, para a compreensão dos tópicos avançados no Capítulo 3. Neste nível podem-se utilizar os problemas com e sem asterisco.

Minha esperança é de que este livro seja útil para dois tipos de professores. Aqueles que preferem uma abordagem quantitativa como eu, podem usar o livro como um guia para aulas onde se desenvolvem modelos de ecologia a partir de princípios básicos. A resolução de problemas é essencial para um curso deste tipo e a maioria dos problemas no final dos capítulos funciona bem como pergunta de exame.

Outros professores podem preferir não gastar tanto tempo com modelos. Quando assim for, o livro pode servir como um manual para os alunos aprenderem os detalhes dos modelos por conta própria. Neste caso, talvez o professor prefira dar mais importância aos pressupostos dos modelos e aos exemplos empíricos, deixando de lado a resolução de problemas.

Os manuais de ecologia continuam se tornando cada vez maiores e mais caros, dificultando a justificação de um texto suplementar. Todavia, por melhores que sejam os manuais convencionais, nenhum deles trata os modelos matemáticos com a atenção e o detalhe que eles merecem. Eu espero que este livro facilite o seu ensino e ajude seus alunos a entender melhor os modelos ecológicos. Para mim esta foi sempre a parte mais estimulante e mais grata do ensino da ecologia.

Ao Aluno

A pergunta mais freqüente que me é colocada pelos alunos de iniciação à ecologia é, "Porque precisamos usar tanta matemática para estudar ecologia?" Muitos alunos se matriculam na minha disciplina esperando ouvir falar de baleias, aquecimento global e destruição das florestas tropicais. Em vez disso, eles se deparam com o crescimento exponencial, tempo de duplicação e taxas de crescimento per capita. As duas listas de tópicos não são desconectadas. Mas para poder começar a resolver os problemas ecológicos complexos, precisamos entender as bases. Tal como um engenheiro mecânico precisa entender os princípios da física para construir uma represa, um biólogo da conservação precisa entender os princípios da ecologia para salvar uma espécie.

A ecologia é a ciência que estuda a distribuição e a abundância. Em outras palavras, estamos interessados em prever onde os organismos ocorrem (distribuição), e o tamanho das suas populações (abundância). Os estudos de ecologia dependem de medições da distribuição e abundância na natureza, portanto precisamos da matemática e da estatística como ferramentas para sintetizar e interpretar estas medições.

Mas porque precisamos dos modelos matemáticos? Uma resposta é que precisamos de modelos para fazer frente à complexidade da natureza. Podemos gastar uma vida inteira medindo diferentes componentes da distribuição e abundância sem que isso nos leve a uma compreensão particularmente clara da ecologia. Os modelos matemáticos funcionam como um 'mapa rodoviário' simplificado que nos ajuda a direcionar a atenção e a escolher exatamente o que medir na natureza.

Os modelos também geram previsões testáveis. Ao tentar verificar ou refutar estas previsões, nosso conhecimento da natureza avança muito mais rápido do que se tentarmos medir tudo e mais alguma coisa sem seguir um plano. Os modelos acentuam a distinção entre os *padrões* que observamos na natureza e os diferentes *mecanismos* que podem causar esses padrões.

Existem dois perigos inerentes à utilização de modelos matemáticos em ecologia. O primeiro perigo é que a gente construa modelos complexos demais.

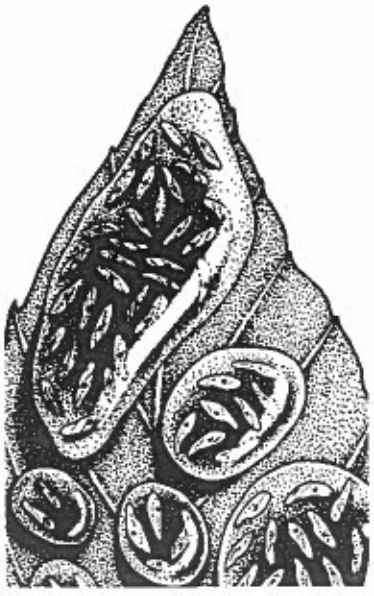
Quando isto acontece, os modelos podem incluir muitas variáveis que nunca conseguiremos medir na natureza e as soluções matemáticas podem ser complexas demais. Por isso, os modelos ecológicos mais úteis são normalmente os mais simples, e foram eles que receberam mais atenção neste livro.

O segundo perigo é que a gente esqueça que os modelos são representações abstratas da natureza. Não importa quão lógico um modelo possa parecer, nada indica que a natureza seja obrigada a seguir as suas regras. Enfocando cuidadosamente os pressupostos do modelo, poderemos conseguir identificar os aspectos em que ele pode se distanciar mais da realidade. Como você poderá ver nos exemplos deste livro, frequentemente os modelos nos ensinam mais sobre a natureza quando as suas previsões não se ajustam às nossas observações de campo.

Esta "cartilha" pretende desmistificar os modelos matemáticos usados na ecologia. Muitas das equações deste livro aparecerão também num livro de texto. No entanto, o livro de texto apresentará pouca ou nenhuma informação sobre a proveniência das equações, enquanto a "cartilha" as desenvolve passo a passo. Eu espero que este livro possa ajudar você a entender os modelos matemáticos e a apreciar melhor os seus atrativos e limitações.

CAPÍTULO 1

Crescimento Exponencial



Previsões e Apresentação do Modelo

ELEMENTOS DO CRESCIMENTO POPULACIONAL

Uma **população** é um grupo de plantas, animais ou outros organismos, todos da mesma espécie, que vivem juntos e se reproduzem. Assim como um indivíduo cresce ganhando peso, uma população cresce ganhando indivíduos. O que controla o crescimento populacional ? Neste capítulo, construiremos um modelo matemático simples, que prevê o tamanho de uma população. Nos capítulos seguintes, aprofundaremos este modelo considerando a limitação de recursos (Capítulo 2), a estrutura etária (Capítulo 3) e a migração (Capítulo 4). Também introduziremos outros atores: populações de competidores (Capítulo 5) e predadores (Capítulo 6) que podem controlar o crescimento. Por enquanto, todavia, vamos concentrar-nos numa população única e seu crescimento num ambiente simples.

A variável N será usada para indicar o **tamanho da população**. Como o tamanho muda ao longo do tempo, usaremos o índice t para indicar o momento a que nos referimos. Então, N_t será o número de indivíduos na população no tempo t. Por convenção, usamos $t = 0$ para indicar o ponto de partida. Por exemplo, suponha que recenseamos uma população de caranguejeiras e contamos 500 aranhas no início do nosso estudo. Revisitamos o local um ano depois e contamos 800 aranhas. Neste caso, $N_0 = 500$ e $N_1 = 800$.

As unidades de t, em contraste com o seu valor numérico, dependem do organismo em estudo. Para populações de bactérias ou protozoários, que crescem rapidamente, t pode ser medido em minutos. Para organismos de vida longa, como tartarugas marinhas, ou pinheiros longevos, que podem atingir 4600 anos, t seria medido em anos ou em décadas. Sejam quais forem as unidades, nosso objetivo é o de prever o tamanho futuro da população (N_{t+1}) a partir do seu tamanho presente (N_t).

Os detalhes biológicos do crescimento populacional variam tremendamente entre diferentes espécies e mesmo entre populações diferentes da mesma espécie. Os fatores que provocam o crescimento de uma população de caranguejeiras de 500 para 800 aranhas serão muito diferentes dos fatores que levam à diminuição de uma população de condores de 10 para 8 aves. Felizmente, é possível classificar todas as mudanças de tamanho populacional em apenas quatro categorias. As populações aumentam devido a nascimentos e diminuem devido a mortes. O tamanho das populações também muda em função do deslocamento de indivíduos. Populações aumentam quando novos indivíduos chegam (**imigração**) e diminuem quando indivíduos residentes partem (**emigração**).

Estes quatro fatores operam em diferentes escalas espaciais. Nascimentos e mortes dependem do tamanho corrente da população, como explicaremos em seguida. Para entender nascimentos e mortes, precisamos estudar apenas a população alvo. Em contraste, emigração e imigração dependem do movimento de

indivíduos. Se quisermos descrever estes processos, teremos de acompanhar, não apenas uma, mas várias populações interligadas.

Qualquer combinação dos quatro fatores vai mudar o tamanho de uma população. No nosso exemplo das caranguejeiras, a população inicial de 500 aranhas poderia ter produzido 400 jovens durante o ano e perdido 100 aranhas adultas por morte, sem nenhum movimento de indivíduos. Por outro lado, poderiam ter acontecido 50 nascimentos e 50 mortes, com 300 residentes saindo (emigração) e 600 aranhas entrando vindas de outras populações (imigração). Qualquer um dos cenários levaria a um aumento de 300 aranhas.

Estes quatro fatores podem ser incorporados numa expressão matemática do crescimento populacional. Nesta expressão, B representa o número de nascimentos, D o número de mortes, I o número de novos imigrantes entrando na população, e E o número de emigrantes saindo para outras populações entre o tempo t e $t + 1$.

$$N_{t+1} = N_t + B - D + I - E \qquad \text{Expressão 1.1}$$

A Expressão 1.1 diz que o tamanho da população no próximo período de tempo (N_{t+1}) é igual ao tamanho da população atual (N_t) mais os nascimentos (B) e os imigrantes (I), menos as mortes (D) e os emigrantes (E). Queremos saber a mudança no tamanho da população (ΔN) entre o tempo anterior e o tempo presente. Para conseguir isto subtraímos N_t aos dois lados da Expressão 1.1:

$$N_{t+1} - N_t = N_t - N_t + B - D + I - E \qquad \text{Expressão 1.2}$$

$$\Delta N = B - D + I - E \qquad \text{Expressão 1.3}$$

Para simplificar as coisas, vamos assumir que a nossa população é **fechada**; em outras palavras, não há movimento de indivíduos entre populações. Normalmente, este pressuposto não se verifica na natureza, mas é matematicamente conveniente e permite-nos enfocar os detalhes do crescimento populacional local. No Capítulo 4, examinaremos alguns modelos que permitem o movimento de indivíduos entre manchas. Se a população é fechada, tanto o I como o E serão iguais a zero, e não precisaremos prestar-lhes mais atenção:

$$\Delta N = B - D \qquad \text{Expressão 1.4}$$

Vamos também assumir que o crescimento da população é **contínuo**. Isto significa que o intervalo de tempo na Expressão 1.1 é infinitamente pequeno. Conseqüentemente, o crescimento da população pode ser descrito com uma curva. Estes pressupostos nos permitem modelar a **taxa de crescimento populacional** (dN/dt) com uma **equação diferencial continua** (ver Apêndice). Desta forma, o

crescimento populacional é medido como a mudança do tamanho da população (dN) durante um intervalo de tempo muito curto (dt):

$$\frac{dN}{dt} = B - D \qquad \text{Expressão 1.5}$$

Agora olhemos para B e D. Como aparecem numa equação diferencial contínua, agora B e D representam respectivamente a **taxa de natalidade** e de **mortalidade**, ou seja, o número de nascimentos e de mortes durante um intervalo de tempo muito curto. Que fatores controlam os nascimentos e as mortes? O número de nascimentos certamente dependerá do tamanho da população. Por exemplo, uma população de 1000 mariquitas produzirá muito mais ovos que uma população de apenas 25 destas aves. Se cada indivíduo produz o mesmo número de descendentes durante um intervalo de tempo curto, a taxa de natalidade (B) será diretamente proporcional ao tamanho da população. Tomemos b (minúsculo!) como a **taxa de natalidade instantânea**. As unidades de b são número de nascimentos por indivíduo e unidade de tempo [nascimentos / (indivíduo • tempo)]. Com estas unidades, note, a taxa b será medida **per capita**, ou seja, por indivíduo. Num intervalo de tempo curto, o número de nascimentos na população será igual ao produto da taxa de natalidade instantânea pelo tamanho da população:

$$B = bN \qquad \text{Expressão 1.6}$$

Igualmente, podemos definir uma **taxa de mortalidade instantânea** d, medida em número de mortes por indivíduo por unidade de tempo [mortes / (indivíduo • tempo)]. Claro que um indivíduo ou morre ou não morre, mas esta taxa é definida para uma população crescendo continuamente durante um intervalo de tempo curto. Novamente, o produto da taxa de mortalidade instantânea pelo tamanho da população resulta na taxa de mortalidade da população:*

$$D = dN \qquad \text{Expressão 1.7}$$

Estas funções simples nem sempre terão aplicabilidade no mundo real. Em alguns casos, o número de nascimentos pode não depender do tamanho populacional corrente. Por exemplo, em algumas plantas, as sementes ficam dormentes no solo durante muitos anos num **banco de sementes**. Conseqüentemente, um número de plântulas emergentes (nascimentos) pode refletir a estrutura da população muitos anos atrás. Um modelo para uma população destas incluiria um **retardo** porque, na verdade, a taxa de crescimento corrente depende do tamanho da população num momento anterior.

---

* NA: Repare que o dN no numerador da expressão para o crescimento populacional contínuo (dN/dt) não é o mesmo dN na Expressão 1.7. Na Expressão 1.7, dN é o produto da taxa de mortalidade instantânea pelo tamanho da população no presente (N).

As Expressões 1.6 e 1.7 também assumem que b e d são constantes. Não importa quanto a população possa crescer, os indivíduos manterão sempre as mesmas taxas de natalidade e mortalidade! Mas no mundo real, as taxas de natalidade e mortalidade são afetadas pela densidade: quanto maior a população, menor a taxa de natalidade e maior a taxa de mortalidade. Vamos explorar este tipo de **modelo denso-dependente** no Capítulo 2. Por enquanto, desenvolveremos nosso modelo assumindo uma taxa de natalidade constante, b, e uma taxa de mortalidade constante, d. Substituindo as Expressões 1.6 e 1.7 na Expressão 1.5 e reordenando os termos, obtemos:

$$\frac{dN}{dt} = (b - d)N \qquad \text{Expressão 1.8}$$

Igualemos $b - d$ à constante r, a **taxa de crescimento instantânea**. Às vezes o r é denominado de **taxa intrínseca de crescimento**, ou de **parâmetro Malthusiano** em homenagem ao reverendo Thomas Robert Malthus (1766-1834). No seu famoso "*Essay on the Principle of Population*" (1798), Malthus defendeu que o suprimento alimentar nunca poderia crescer ao mesmo ritmo do crescimento populacional humano, garantindo a inevitabilidade da miséria e do sofrimento humanos.

O valor de r determina se uma população vai aumentar exponencialmente ($r > 0$), permanecer constante ($r = 0$), ou diminuir até à extinção ($r < 0$). As unidades de r são indivíduos por indivíduo e unidade de tempo [indivíduos / (indivíduos • tempo)]. Assim, r mede a taxa de crescimento da população sobre um intervalo de tempo curto **per capita**, ou por indivíduo. Essa taxa é simplesmente a diferença entre b e d, as taxas instantâneas de natalidade e mortalidade. Como o r é uma taxa instantânea, podemos mudar as suas unidades por divisão simples. Por exemplo, como um dia tem 24 horas, um r de 24 indivíduos / (indivíduo • dia) é equivalente a um r de 1 indivíduo / (indivíduo • hora). Inserindo o r na Expressão 1.8, chegamos ao nosso primeiro modelo de crescimento populacional:

$$\frac{dN}{dt} = rN \qquad \text{Equação 1.1}$$

A Equação 1.1 é um modelo simples de **crescimento populacional exponencial**. Ele diz que a taxa de crescimento da população (dN/dt) é proporcional a r e que as populações só aumentam quando a taxa de natalidade instantânea (b) excede a taxa de mortalidade instantânea (d), de tal forma que $r > 0$. Se o r for positivo a população aumenta sem limites proporcionalmente ao N; quanto maior a população, mais rapidamente ela cresce.

Quando é que a nossa população modelo não cresce? A população não vai aumentar nem diminuir quando a taxa de crescimento populacional for zero ($dN/dt = 0$). Para a Equação 1.1, só há dois casos em que isto é possível. O primeiro é quando $N = 0$. Devido à migração, o crescimento de uma população na natureza não tem de parar necessariamente quando a população atinge o zero. Mas no nosso modelo simples, a imigração não é permitida, de forma que a população vai mesmo parar de crescer se algum dia ela bater no "fundo" de zero indivíduos. A população também parará de crescer se o r igualar zero. Em outras palavras, se as taxas de natalidade e mortalidade se anularem perfeitamente, o tamanho da população não vai aumentar nem diminuir. Em todos os outros casos, a população vai aumentar exponencialmente ($r > 0$) ou diminuir até à extinção ($r < 0$).

PROJETANDO O TAMANHO DA POPULAÇÃO

A Equação 1.1 foi escrita como uma equação diferencial. Ela nos diz a taxa de crescimento da população, mas não o seu tamanho. No entanto, se a Equação 1.1 for integrada (seguindo as regras de cálculo diferencial), o resultado pode ser utilizado para projetar, ou prever, o tamanho da população:

$$N_t = N_0 e^{rt} \qquad \text{Equação 1.2}$$

N_0 é o tamanho populacional inicial, N_t é o tamanho populacional no tempo t, e e é uma constante, a base dos logaritmos naturais ($e \approx 2{,}717$). Sabendo o tamanho inicial e a taxa intrínseca de crescimento, podemos usar a Equação 1.2 para prever o tamanho populacional em um tempo futuro. A Equação 1.2 é praticamente idêntica à formula usada pelos bancos para calcular os juros de um investimento.

A Figura 1.1a ilustra algumas trajetórias populacionais calculadas pela Equação 1.2 com base em cinco valores diferentes de r. Na Figura 1.1b, os mesmos dados aparecem em um gráfico semi-logarítmico, onde o eixo dos y é o logaritmo natural (base e) do tamanho da população. Esta transformação converte uma curva de crescimento exponencial em uma linha reta. A inclinação dessa reta é r.

Estes gráficos mostram que quando $r > 0$, as populações aumentam exponencialmente e que, quanto maior o valor de r, maior a taxa de aumento. Quando $r < 0$, as populações diminuem exponencialmente. Matematicamente, estas populações nunca atingem o zero, mas quando a população chega a um tamanho projetado inferior a um indivíduo, a extinção terá ocorrido (por definição).

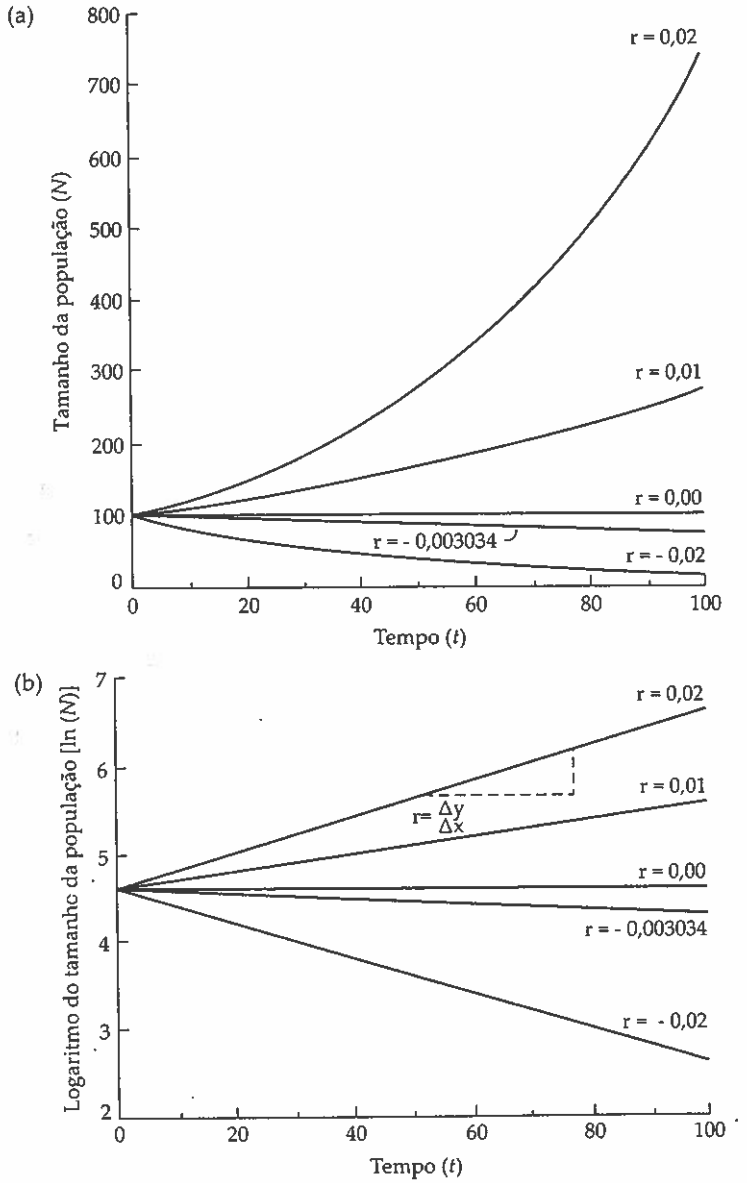


Figura 1.1 As trajetórias de crescimento exponencial de uma população, calculadas a partir de um tamanho inicial de 100 indivíduos. O *r* estimado de –0,003034 [indivíduos / (indivíduo • ano)] corresponde à projeção para a população de ursos pardos (*Ursus arctos horribilis*) do Parque Nacional de *Yellowstone* (ver Figura 1.6). (b) Curvas de crescimento exponencial representadas num gráfico semilogarítmico. Os dados são os mesmos de (a), mas o eixo dos *y* indica o logaritmo natural (base *e*) do tamanho populacional. Neste tipo de gráfico, uma curva exponencial se transforma em reta; o declive dessa reta é *r*, a taxa intrínseca de crescimento.

Tabela 1.1 Estimativas de r e tempos de duplicação para diferentes organismos.

Espécie	*Nome vulgar*	*r [indivíduos/(indivíduo·dia)]*	*Tempo de duplicação*
Bacteriófago T	Vírus	300,0	3,3 minutos
Escherichia coli	Bactéria	58,7	17 minutos
Paramecium caudatum	Protozoário	1,59	10,5 horas
Hydra	Hidra	0,34	2 dias
Tribolium castaneum	Besouro-castanho	0,101	6,9 dias
Rattus norvegicus	Ratazana	0,0148	46,8 dias
Bos taurus	Vaca	0,001	1,9 anos
Avicennia marina	Mangue	0,00055	3,5 anos
Nothofagus fusca	Faia	0,000075	25,3 anos

Fonte: Fenchel (1974)

CALCULANDO O TEMPO DE DUPLICAÇÃO

Um aspecto importante de uma população (ou de um investimento) em crescimento exponencial é que ela tem um **tempo de duplicação** constante. Em outras palavras, independentemente de ser grande ou pequena, a população levará sempre o mesmo tempo para duplicar de tamanho. Notando que, ao duplicar de tamanho uma população passa a ter o dobro do tamanho inicial, podemos derivar uma equação para o tempo de duplicação, t_{dobro}:

$$N_{t_{dobro}} = 2N_0 \qquad \text{Expressão 1.9}$$

Substituindo os tamanhos populacionais na Equação 1.2 obtemos uma expressão em termos do tamanho inicial:

$$2N_0 = N_0 e^{rt_{dobro}} \qquad \text{Expressão 1.10}$$

Dividindo tudo por N_0 elimina-se este termo de ambos os lados da equação:

$$2 = e^{rt_{dobro}} \qquad \text{Expressão 1.11}$$

Tirando o logaritmo natural de ambos os lados obtém-se:

$$\ln(2) = rt_{dobro} \qquad \text{Expressão 1.12}$$

A Expressão 1.12 pode ser reordenada de forma a obter o tempo de duplicação:

$$t_{dobro} = \frac{\ln(2)}{r} \qquad \text{Equação 1.3}$$

Tabela 1.2 Crescimento exponencial de uma manada de 50 vacas, com $r = 0{,}365$ vacas / (vaca • ano).

Ano	Tamanho do rebanho
0	50,0
1	72,0
2	103,8
3	149,5
4	215,3
5	310,1
10	1923,7
50	$4{,}2 \times 10^{9}$
100	$3{,}6 \times 10^{17}$
150	$3{,}0 \times 10^{25}$
200	$2{,}5 \times 10^{33}$

Assim, quanto maior o r, menor o tempo de duplicação. A Tabela 1.1 apresenta algumas estimativas de valores de r (com o tempo de duplicação correspondente) para diferentes espécies de plantas e animais. O r varia consideravelmente entre espécies e a maior parte desta variação é devida ao tamanho do corpo: organismos pequenos crescem mais rápido e suas populações crescem a taxas mais altas que as de organismos grandes. Por exemplo, as bactérias e os protozoários podem reproduzir-se por bipartição assexuada de poucos em poucos minutos e têm altas taxas de crescimento populacional. Organismos maiores, como os primatas, têm reprodução tardia e gerações longas, que resultam em valores de r baixos. Os tempos de duplicação correspondentes variam desde minutos para os vírus até décadas para as faias.

Note, no entanto, que mesmo as populações de crescimento lento podem atingir tamanhos astronômicos se crescerem exponencialmente. A Tabela 1.2 projeta o crescimento populacional de uma manada hipotética de 50 vacas de Vermont [$r = 0{,}365$ vacas / (vaca • ano)]. Ao final de 150 anos de crescimento exponencial, o modelo prevê uma manada de 3×10^{25} vacas, cujo peso total excederia o peso do planeta terra!

Pressupostos do Modelo

Quais são os pressupostos da Equação 1.1? Em outras palavras, qual é a biologia subjacente a uma população em crescimento exponencial? Esta é uma pergunta essencial que deve ser colocada sobre qualquer modelo matemático que cons-

truamos. As previsões de um modelo dependem dos seus pressupostos. Se certos pressupostos forem violados, ou mudados, as previsões do modelo também mudarão. Alguns pressupostos poderão ser menos críticos para as previsões do modelo; nesse caso, consideramos que o modelo é **robusto** às violações desses pressupostos. Para uma população crescendo de acordo com a Equação 1.1, assumimos os seguintes pressupostos:

✓***Ausência de I ou E.*** A população é "fechada". As alterações no seu tamanho dependem apenas dos nascimentos e mortes locais. Assumimos esta simplificação na Expressão 1.4, para poder modelar o crescimento de uma população sem ter de acompanhar o movimento de organismos entre populações. No Capítulo 4, vamos eliminar este pressuposto e construir alguns modelos simples que consideram a migração entre populações.

✓***b e d constantes.*** Para que uma população cresça com taxas de natalidade e mortalidade constantes, ela necessita uma quantidade ilimitada de espaço, alimento e outros recursos. Caso contrário, a taxa de natalidade diminuirá ou a taxa de mortalidade aumentará, à medida que os recursos escasseiam. Natalidade e mortalidade constantes também implicam que b e d não sofram alterações aleatórias ao longo do tempo. Mais adiante neste capítulo, incluiremos variação das taxas de natalidade e mortalidade no nosso modelo, e veremos o efeito que isso tem sobre as previsões.

✓***Ausência de estrutura genética.*** A Equação 1.1 assume que todos os indivíduos da população têm as mesmas taxas de natalidade e mortalidade, de tal forma que não pode existir variabilidade genética na população para estes caracteres. Se existir variação genética, a estrutura genética da população terá de ser constante ao longo do tempo. Nesse caso, r representa uma *média* da taxa de crescimento instantânea para os diferentes genótipos da população.

✓***Ausência de estrutura etária.*** Da mesma forma, não existem diferenças de b e d entre indivíduos em função da idade ou tamanho. Estamos modelando uma população partenogênica, sem sexos, onde os indivíduos podem se reproduzir imediatamente após o seu nascimento. O crescimento de uma população de bactérias ou protozoários aproxima-se bastante deste cenário. No Capítulo 3, eliminaremos este pressuposto para examinar um modelo de crescimento exponencial em que os indivíduos passam por diferentes taxas de natalidade e mortalidade à medida que envelhecem. Se existirem diferenças entre idades, a população terá uma estrutura de idades estável (ver Capítulo 3); nesse caso, r será uma média das taxas de crescimento para as diferentes classes etárias.

✓***Crescimento contínuo sem retardos.*** Como nosso modelo foi escrito na forma de uma equação diferencial simples, ele assume que os indivíduos nascem e morrem continuamente, e que a taxa de crescimento muda instantaneamente em função do tamanho populacional de cada momento. Mais adiante neste

capítulo, eliminaremos o pressuposto do crescimento contínuo, para examinar um modelo com gerações discretas. No Capítulo 2, vamos explorar modelos com retardo, onde o crescimento populacional responde, não ao tamanho populacional corrente, mas ao tamanho populacional em algum momento passado.

O pressuposto mais importante da lista é o da constância de b e d, que implica em disponibilidade ilimitada de recursos para o crescimento da população. Só com recursos ilimitados é que uma população pode continuar crescendo de forma acelerada. A migração e os retardos podem complicar bastante a situação, mas a população pode continuar crescendo exponencialmente na sua presença. O único pressuposto absolutamente necessário para o crescimento exponencial, é a disponibilidade de recursos ilimitados.

No entanto, sabemos que nenhuma população real cresce sem limites e que, na natureza, não existem recursos ilimitados. Sendo assim, como é que o modelo exponencial é a pedra angular da biologia de populações? É que, apesar de nenhuma população crescer eternamente sem limites, todas as populações têm *potencial* para o crescimento exponencial. Na verdade, o potencial para crescimento exponencial é uma das diferenças fundamentais entre seres vivos e não-vivos. O modelo exponencial reconhece a natureza multiplicativa do crescimento populacional e a retro-alimentação positiva que dá às populações o potencial de crescer aceleradamente.

O crescimento exponencial das populações também é um aspecto chave da teoria da seleção natural de Charles Darwin (1809-1882). Darwin leu os escritos de Malthus e compreendeu que o excedente de descendentes que resulta do crescimento exponencial permite a atuação da seleção natural, possibilitando a transformação evolutiva. Finalmente, apesar de nenhuma população crescer eternamente, os recursos podem ser *temporariamente* ilimitados, permitindo que algumas populações passem por fases de crescimento exponencial. As pragas de insetos, as invasões de ervas daninhas e o drama da sobre-população humana, são evidências claras do poder do crescimento exponencial das populações.

Variações do Modelo

CRESCIMENTO CONTÍNUO VERSUS CRESCIMENTO DISCRETO

Vamos explorar algumas variações do nosso modelo de crescimento exponencial. Primeiro considere que, para muitos organismos, o tempo não é realmente uma variável contínua. Por exemplo, em ambientes desérticos e sazonais, muitos insetos e plantas anuais se reproduzem apenas uma vez e morrem em seguida; os descendentes que sobrevivem são a base para a população do próximo ano. Se as taxas de natalidade e mortalidade forem constantes (tal como no modelo exponencial), a população aumentará ou diminuirá à mesma taxa em cada ano.

Esta população terá **gerações discretas** e será modelada com uma **equação de diferença discreta**, em lugar de uma equação diferencial contínua. Suponha que a população cresce (ou decresce) cada ano por uma proporção constante r_d - o **fator de crescimento discreto**. Assim, se a população aumentasse em 36% ao ano, $r_d = 0{,}36$. O tamanho da população no próximo ano seria:

$$N_{t+1} = N_t + r_d N_t \qquad \text{Expressão 1.13}$$

Combinando os termos obtemos:

$$N_{t+1} = N_t(1 + r_d) \qquad \text{Expressão 1.14}$$

Tomemos então $1+r_d=\lambda$, como a **taxa de incremento finita**. Logo:

$$N_{t+1} = \lambda N_t \qquad \text{Expressão 1.15}$$

λ é sempre um número positivo que mede o aumento proporcional da população de um ano para o próximo ano. Deste modo, λ é a razão entre o tamanho da população no próximo intervalo de tempo e o tamanho no intervalo de tempo corrente (N_{t+1}/N_t). Depois de dois anos, o tamanho da população será:

$$N_2 = \lambda N_1 = \lambda(\lambda N_0) = \lambda^2 N_0 \qquad \text{Expressão 1.16}$$

Note que o "retorno" da Expressão 1.15 (N_{t+1}) será a "entrada" (N_t) para o cálculo no próximo intervalo de tempo. A solução geral desta **equação recursiva** ao fim de t anos é:

$$N_t = \lambda^t N_0 \qquad \text{Equação 1.4}$$

A Equação 1.4 é análoga à Equação 1.2, que usamos para projetar o tamanho da população com o modelo contínuo. Qual é o aspecto gráfico do crescimento populacional no modelo discreto? A resposta depende do padrão temporal da ocorrência de mortes e nascimentos. Imagine que os nascimentos ocorrem num pulso em cada primavera e que as mortes ocorrem continuamente ao longo do ano. A curva de crescimento populacional será semelhante a uma lâmina de serra, com um crescimento brusco vertical devido aos nascimentos em cada primavera, seguido de uma diminuição gradual devida às mortes ao longo do resto do ano. Apesar desta diminuição, o conjunto dos pontos da curva vai subir exponencialmente porque o número anual de nascimentos excede o número de mortes (Figura 1.2). O tamanho de cada "dente" na curva de crescimento aumentará ano após ano, porque o mesmo incremento proporcional acrescentará um número absoluto de indivíduos cada vez maior à população. Por exemplo, se $\lambda = 1{,}2$, a população aumenta 20% por ano. Se a população tiver 100 indivídu-

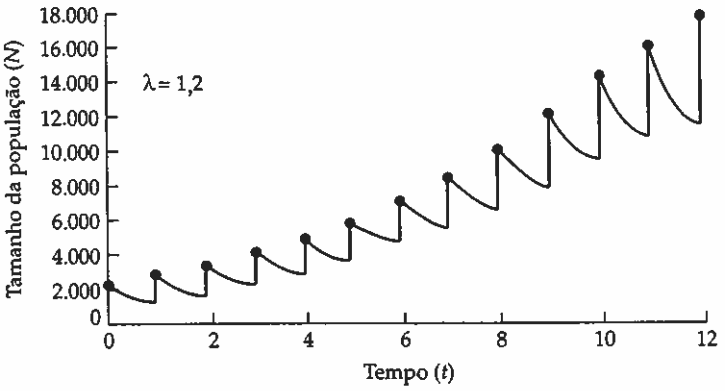


Figura 1.2 Crescimento populacional discreto. Neste modelo, os nascimentos acontecem num pulso no começo do ano, e as mortes ocorrem continuamente.

os, ela aumentará em 20 num ano. Mas se o tamanho populacional for 1000, ele aumentará em 200 indivíduos durante um ano.

Suponha que a nossa população se reproduz duas vezes por ano, como acontece com alguns insetos. Neste caso teríamos um "dente" no gráfico a cada seis meses. Se o intervalo de tempo entre períodos reprodutivos for encurtando, os dentes do gráfico ficarão cada vez mais próximos. Finalmente, se o intervalo de tempo for infinitamente pequeno, a curva não será mais denteada, mas suave, e teremos chegado novamente ao modelo contínuo de crescimento exponencial (Equação 1.2). O modelo contínuo essencialmente "junta os pontos" de tempo que aparecem separados no modelo discreto; na realidade ele é comparável a uma equação de diferença discreta com um intervalo de tempo infinitamente pequeno. Por isso, podemos utilizar as regras de cálculo para resolver a equação no limite de $(1 + r_d)$ e mostrar que:

$$e^r = \lambda \qquad \text{Equação 1.5}$$

Podemos expressar a Equação 1.5 de forma logarítmica equivalente:

$$r = \ln(\lambda) \qquad \text{Equação 1.6}$$

onde ln é o logaritmo neperiano (base e). Esta relação entre r e λ estabelece as seguintes equivalências numéricas:

$$r > 0 \leftrightarrow \lambda > 1 \qquad \text{Expressão 1.17}$$

$$r = 0 \leftrightarrow \lambda = 1 \qquad \text{Expressão 1.18}$$

$$r < 0 \leftrightarrow 0 < \lambda < 1 \qquad \text{Expressão 1.19}$$

Como o λ é uma razão entre tamanhos populacionais, ele é um **número adimensional**, isto é, sem unidades. No entanto, λ está submetido ao intervalo de tempo específico da equação, e não pode ser ajustado com um simples escalonamento. Por exemplo, um λ de 1,2 medido com um intervalo de tempo anual *não* é equivalente a um λ de 0,1 medido num intervalo de tempo mensal. Um valor de 1,2 resulta num aumento anual de 20%, enquanto o de 0,1 resulta numa diminuição de 90% ao mês! Se você precisar mudar o intervalo de tempo do λ, primeiro converta o λ para r usando a Equação 1.5. Depois ajuste a escala do r para a unidade de tempo desejada e finalmente, reconverta o r em λ usando a Equação 1.6. No mesmo exemplo, $\lambda = 1,2$ é equivalente a $r = 0,18232$ indivíduos / (indivíduo • ano). Dividindo por 12 (meses) obtemos $r = 0,01519$ indivíduos / (indivíduo • ano). Pela Equação 1.5, $\lambda = 1,0153$, num intervalo de tempo mensal. Para confirmar os cálculos, podemos usar a Equação 1.4 para mostrar que, após 12 meses:

$$N_t = (1,0153)^{12} N_0 \qquad \text{Expressão 1.20}$$

$$N_t = 1,2 N_0 \qquad \text{Expressão 1.21}$$

Isto demonstra que $\lambda = 1,0153$ para um intervalo de tempo mensal é equivalente a $\lambda = 1,2$ para um intervalo de tempo anual.

Em suma, as previsões dos modelos exponenciais de crescimento populacional discreto e contínuo são qualitativamente semelhantes. No Capítulo 2 veremos como os modelos se comportam de uma forma bem diferente perante a limitação de recursos.

ESTOCASTICIDADE AMBIENTAL

A Equação 1.2 é inteiramente determinística. Se soubermos N_0, r e t, podemos projetar o tamanho da população até a última casa decimal. Se recomeçarmos os cálculos partindo das mesmas condições iniciais, obteremos sempre exatamente o mesmo tamanho. Num **modelo determinístico**, o resultado final é inteiramente determinado pelas condições iniciais, e nada é atribuído ao acaso.

Os modelos determinísticos representam uma visão idealizada de um mundo simples e ordenado. Mas o mundo real tende a ser mais incerto e mais complexo. Pense no transporte público. Algum passageiro alguma vez espera que o seu ônibus ou seu trem apareça *exatamente* à hora indicada na tabela? Pelo menos nas cidades dos Estados Unidos, os ônibus se atrasam, os trens se avariam, e os metrôs viajam a velocidades irregulares, tudo isto introduzindo incerteza (e ansiedade) na rotina diária do passageiro.

Poderíamos incorporar a complexidade de todas as causas da variação num modelo do transporte público? Não seria fácil. Mas podemos medir a hora de

chegada do ônibus, em cada dia. Depois de muitos dias de viagem, poderíamos calcular dois números que nos ajudariam a estimar a incerteza. O primeiro número é a hora **média** da chegada do ônibus. Se usarmos a variável x para indicar a hora de chegada, a média seria indicada por $\bar{x}$. Aproximadamente metade dos ônibus chegará depois de $\bar{x}$ e a outra metade chegará antes. O segundo número que poderíamos calcular é a **variância** das horas de chegada (σ_x^2). A variância mede a variabilidade ou a incerteza associada à média. Se a variância for pequena, saberemos que na maior parte dos dias o ônibus chegará, por exemplo, dois minutos antes ou dois minutos depois da média. Mas se a variância for maior, a hora de chegada do ônibus a cada manhã pode ser de 20 minutos antes *ou* 20 minutos depois de $\bar{x}$. Obviamente, a nossa "estratégia de transporte" será afetada tanto pela média como pela variância de x.

Como podemos incorporar este tipo de incertezas num modelo de crescimento exponencial? Suponha que a taxa de crescimento instantânea muda imprevisivelmente com o tempo, em vez de ser uma simples constante. Incerteza no r significa que existem períodos bons e períodos maus para o crescimento populacional. Nos períodos bons, a taxa de natalidade é bem mais alta que a de mortalidade e a população aumenta rapidamente. Nos períodos maus, a diferença entre as taxas de natalidade e mortalidade é muito menor, ou mesmo negativa, de tal forma que a população cresce lentamente, podendo até diminuir por um curto intervalo de tempo. Mesmo sem especificar todas as causas biológicas dos períodos bons e maus, podemos desenvolver um modelo **estocástico** simples do crescimento populacional num ambiente variável. A variabilidade associada aos bons e maus anos de crescimento populacional é conhecida como a **estocasticidade ambiental**.

Imagine que uma população cresce exponencialmente com um r **médio** ($\bar{r}$) e uma **variância do** r (σ_r^2). Usaremos este modelo para prever a **média do tamanho da população** no tempo t ($\bar{N}_t$) e a **variância do tamanho da população** ($\sigma_{N_t}^2$). Assegure-se de que entende bem a diferença entre estas duas médias e estas duas variâncias: a média e a variância de r são usadas para prever a média e a variância de N.

A derivação do modelo estocástico fica além do âmbito deste livro, mas os resultados são bem compreensíveis. Primeiro, a média do tamanho de uma população submetida a estocasticidade ambiental é:

$$\bar{N}_t = N_0 e^{\bar{r}t} \qquad \text{Equação 1.7}$$

Isto é praticamente igual ao modelo determinístico (Equação 1.2) com a diferença de que usamos o r médio para prever a média do N_t. No entanto, tal como na "família média" com 2,1 crianças, o $\bar{N}_t$ pode não dar uma descrição muito exata[5] de nenhuma população em particular. A Figura 1.3 mostra a simulação num computador de uma população crescendo com estocasticidade ambiental. Apesar de, a longo prazo, ela atingir o crescimento exponencial, a população

flutua consideravelmente entre períodos de tempo consecutivos. A variância do tamanho populacional no tempo t é dada por (May 1974a):

$$\sigma^2_{N_t} = N_0^2 e^{2\bar{r}t}(e^{\sigma_r^2 t} - 1) \qquad \text{Equação 1.8}$$

Podem obter-se outras expressões matemáticas desta variância, dependendo de como o modelo for formulado*. A Equação 1.8 diz-nos várias coisas sobre a variância da população. Primeiro, a variância populacional aumenta com o tempo. Tal como nas projeções de valores da bolsa, ou nas previsões do tempo, quanto mais distante o futuro que tentamos prever, mais incerta será a nossa estimativa. Metaforicamente, o crescimento populacional é como um funil que se torna cada vez mais largo com o passar do tempo (Figura 1.3). Em segundo lugar, a variância de N_t é proporcional tanto à média como à variância de r. Populações que crescem rapidamente, ou que têm um r variável, flutuam mais que populações de crescimento lento, ou de r relativamente constante. Finalmente, se a variância do r for zero, a Equação 1.8 colapsa para zero. Não haverá variância no N_t, e teremos regressado ao modelo determinístico.

Existe um limite para o quanto uma população pode variar em tamanho e ainda continuar persistindo. Se N flutua muito violentamente, a população pode "cair" no zero. Isto pode suceder mesmo que o $\bar{r}$ seja suficientemente grande para permitir o crescimento rápido na população "média." É praticamente garantido que, se a variância do r for superior ao dobro da média do r, a população extinguir-se-á devido à estocasticidade ambiental (May 1974a):
No nosso modelo determinístico, a população crescia exponencialmente desde que o r fosse maior que zero. Com estocasticidade ambiental, a média do tamanho da população também aumenta exponencialmente em função do $\bar{r}$. A diferença é que, se a variância do r for demasiado alta, haverá um risco mensurável de extinção da população.

ESTOCASTICIDADE DEMOGRÁFICA

A estocasticidade ambiental não é a única fonte de variabilidade afetando as populações. Mesmo com um r constante, uma população ainda pode flutuar devido à **estocasticidade demográfica**. A estocasticidade demográfica aparece, em parte, porque a maioria dos organismos se reproduz em unidades discretas:

$$\sigma_r^2 > 2\bar{r} \qquad \text{Equação 1.9}$$

* NA: Tecnicamente, estamos substituindo o r da Equação 1.2 por $r + \sigma_r^2 w_t$, onde w_t designa uma distribuição de "ruído branco". Isto resulta numa equação diferencial estocástica que, infelizmente, não tem uma solução única. Seguindo May (1974a), eu utilizei a solução de Ito para este problema. Biologicamente, a solução de Ito é apropriada porque ela aparece como uma aproximação de difusão ao modelo discreto de crescimento geométrico aleatório, semelhante à Expressão 1.15. Leitores interessados em mais detalhe deveriam consultar May (1973, 1974a) e Roughgarden (1979).

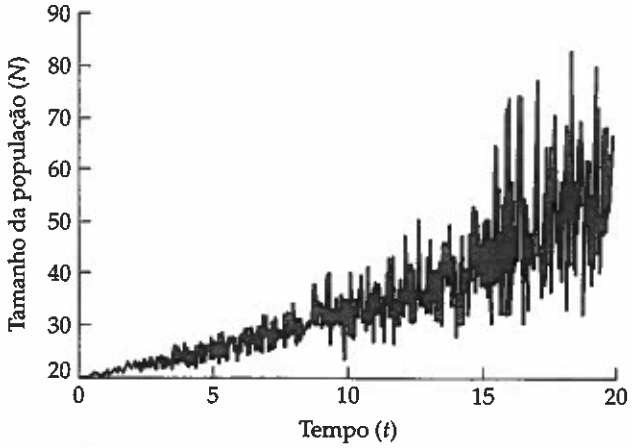


Figura 1.3 Crescimento exponencial com estocasticidade ambiental. Neste modelo, a taxa instantânea de crescimento flutua aleatoriamente com o tempo. Neste caso $N_0 = 20$; $r = 0{,}05$; $\sigma_r^2 = 0{,}0001$.

uma avestruz pode pôr 2 ovos ou 3, mas nunca 2,6! Algumas plantas clonais e corais podem reproduzir-se por fragmentação, e nesse sentido, "pedaços" de indivíduos podem contribuir para o crescimento populacional (ver Capítulo 3). Mas para a maioria dos organismos, o crescimento populacional é um processo discreto.

Se seguíssemos uma população ao longo de um curto período de tempo, veríamos que os nascimentos e mortes não são perfeitamente contínuos, ao contrário, eles ocorrem seqüencialmente. Suponha que a taxa de natalidade é o dobro da taxa de mortalidade. Isto significa que, numa seqüência, a chance de ocorrer um nascimento seria duas vezes maior que a chance de ocorrer uma morte. Num mundo perfeitamente determinístico, a seqüência de nascimentos e de mortes tomaria a seguinte forma: ...BBDBBDBBDBBD.... Mas, com estocasticidade demográfica, poderíamos encontrar algo como: ...BBBDDBDBBBBD.... Por mera casualidade, podemos deparar com uma seqüência de quatro nascimentos consecutivos antes de encontrar uma morte na população. Esta estocasticidade demográfica é análoga à deriva genética, onde as freqüências alélicas de populações pequenas sofrem alterações aleatórias*. Num modelo de estocasticidade demográfica, a probabilidade de um nascimento ou de uma morte depende dos valores relativos de b e d:

$$P(\text{nascimento}) = \frac{b}{(b+d)} \qquad \text{Equação 1.10}$$

$$P(\text{morte}) = \frac{d}{(b+d)} \qquad \text{Equação 1.11}$$

Suponha que, para uma população de chimpanzés, $b = 0{,}55$ nascimentos / (indivíduo • ano) e que $d = 0{,}50$ mortes / (indivíduo • ano). Isto leva a um r de 0,05 indivíduos / (indivíduo • ano), com o respectivo tempo de duplicação de 13,86 anos (Equação 1.3). Pelas Equações 1.10 e 1.11, a probabilidade de nascimento é [0,55 / (0,55 + 0,50)] = 0,524, e a probabilidade de morte é [0,55 / (0,55 + 0,50)] = 0,476. Note que a soma destas probabilidades tem de ser 1,0, porque os únicos "eventos" que podem acontecer nesta população são nascimentos e mortes. Como um nascimento é mais provável que uma morte, a população de chimpanzés, em média, aumentará. Todavia, o crescimento da população já não pode ser projetado com precisão; aleatoriamente, poderia aparecer uma seqüência contígua de nascimentos ou de mortes na população. A Figura 1.4 mostra a simulação do crescimento de 4 populações num computador, cada uma começando com 20 indivíduos e crescendo com nascimentos e mortes estocásticas. Note que duas destas populações diminuíram abaixo do valor de N_0, apesar do r ser maior que zero.

Tal como na análise de estocasticidade ambiental, estamos interessados na média do tamanho populacional e na sua variância. A média do tamanho populacional no tempo t será novamente dada por:

$$\overline{N}_t = N_0 e^{rt} \qquad \text{Equação 1.12}$$

da mesma forma que no modelo determinístico. A equação da variância do tamanho populacional depende da igualdade ou desigualdade entre as taxas de mortalidade e natalidade. Se b e d forem exatamente iguais, em média a população não aumentará, e a variância do tamanho populacional no tempo t será (Pielou 1969):

---

* NA: Tal como na análise da estocasticidade ambiental, as equações dependem dos detalhes biológicos do modelo. Uma das formulações da estocasticidade ambiental assume que os indivíduos de uma população vivem e morrem em momentos aleatórios independentemente uns dos outros. Neste caso, as longevidades têm uma distribuição exponencial com média $1 / (b + d)$. No final da sua vida, um indivíduo pode se reproduzir com uma probabilidade $b / (b + d)$ (Equação 1.10) ou morrer com probabilidade $d / (b + d)$ (Equação 1.11). A independência dos nascimentos e das mortes de indivíduos resulta na Equação 1.15 de onde podemos obter a probabilidade de extinção da população.

Outra formulação da estocasticidade demográfica utiliza um modelo matricial (Markov) para descrever as alterações no tamanho da população. Neste caso, a população se mantém num tamanho de N indivíduos por um tempo que segue uma distribuição exponencial com média $1 / N(b + d)$. No final deste tempo, a população pode aumentar para $N + 1$ com probabilidade $b / (b + d)$ (Equação 1.10), ou diminuir para $N - 1$ com probabilidade $d / (b + d)$ (Equação 1.11). Leitores interessados em mais detalhes devem consultar Iosifescu & Tăutu (1973).

$$\sigma^2_{N_t} = 2N_0bt \qquad \text{Equação 1.13}$$

Se b e d não forem iguais, use a seguinte variância:

$$\sigma^2_{N_t} = \frac{N_0(b+d)\,e^{rt}(e^{rt}-1)}{r} \qquad \text{Equação 1.14}$$

Tal como no modelo de estocasticidade ambiental, a variância da população aumenta com o tempo, e existe um risco de extinção mesmo para populações com um r positivo. A estocasticidade demográfica é especialmente relevante em populações pequenas, porque não é necessária uma seqüência de mortes

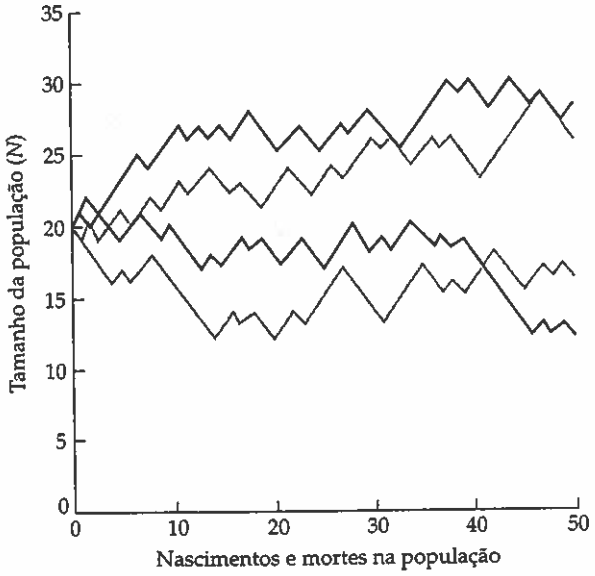


Figura 1.4 Simulação de crescimento populacional com estocasticidade demográfica. Cada linha representa a trajetória de uma população e todas as linhas começam com um N de 20 indivíduos. b = 0,55 nascimentos / (indivíduo • ano) e d = 0,50 mortes / (indivíduo • ano). Apesar das condições iniciais serem idênticas, no final da simulação duas das populações acabam por descer abaixo do tamanho populacional inicial. Note que o eixo dos x não representa o tempo absoluto, mas sim a acumulação seqüencial de eventos (nascimentos e mortes) na população.

muito longa para levar uma população pequena à extinção. Conseqüentemente, a probabilidade de extinção depende não só dos valores relativos de b e d, mas também do tamanho inicial da população. Esta probabilidade de extinção é:

$$P(\text{extinção}) = \left(\frac{d}{b}\right)^{N_0} \qquad \text{Equação 1.15}$$

No exemplo dos chimpanzés, se inicialmente houvessem 50 indivíduos, a chance de extinção seria $(0{,}50/0{,}55)^{50} = 0{,}009 = 0{,}9\%$. Todavia, se a população inicial fosse de 10 chimpanzés, a chance de extinção seria $(0{,}50/0{,}55)^{10} = 0{,}386 = 38{,}6\%$.

As Equações 1.13 e 1.14 também demonstram que a estocasticidade demográfica depende não só da diferença entre b e d, mas também da magnitude destas duas taxas. Populações com alta natalidade e mortalidade serão mais variáveis que populações com taxas baixas. Assim, uma população com $b = 1{,}45$ e $d = 1{,}40$ flutuará mais do que uma população com $b = 0{,}55$ e $d = 0{,}50$. Em ambas as populações $r = 0{,}05$, mas na primeira a taxa de substituição de indivíduos é muito mais rápida, e conseqüentemente é muito mais alta a chance de encontrar uma seqüência de vários nascimentos ou mortes consecutivas.

Em suma, a média do tamanho populacional em modelos estocásticos de crescimento exponencial é a mesma que no modelo determinístico que derivamos originalmente. Num mundo estocástico, as populações podem flutuar devido a mudanças ambientais que afetam a taxa intrínseca de crescimento (estocasticidade ambiental) e devido à seqüência aleatória dos nascimentos e mortes (estocasticidade demográfica). Para ambos os tipos de variabilidade, uma população pode flutuar tanto que a extinção se torna possível, mesmo se a média da taxa intrínseca de crescimento for maior que zero. A estocasticidade demográfica é muito mais relevante para populações pequenas do que para populações grandes.

Exemplos Empíricos

FAISÕES DA ILHA *PROTECTION*

Os humanos introduziram muitas espécies em novos ambientes, tanto intencionalmente como por acidente. Algumas destas introduções acabaram por se converter em interessantes experimentos ecológicos. Por exemplo, em 1937, oito faisões (*Phasianus colchicus torquatus*) foram introduzidos na Ilha *Protection* ao largo da costa do Estado de Washington, no Noroeste dos Estados Unidos (Lack 1967). A ilha, além de ter abundantes recursos alimentares, não tinha raposas nem outros predadores de aves. O local estava demasiadamente longe da costa para que algum faisão conseguisse voar até lá, de forma que a migra-

ção não influenciava o tamanho da população. Entre 1937 e 1942, a população aumentou até quase 2000 aves (Figura 1.5a, b). A curva mostra um crescimento dentado, semelhante ao do modelo discreto de crescimento populacional. Esta forma resulta da sazonalidade da reprodução dos faisões, cujas crias eclodem na Primavera. As mortes acontecem continuamente ao longo do ano.

A população inicial de oito faisões já tinha aumentado para 30 no início de 1938. Se assumirmos que até então os recursos não tinham limitado o crescimento, podemos estimar λ como (30/8) = 3,75, com o r correspondente de ln(3,75) = 1,3217 faisões / (faisão • ano). Podemos usar esta estimativa para prever o tamanho da população de acordo com o modelo de crescimento exponencial, e comparar a previsão com o tamanho real, observado na ilha ao longo do tempo. As previsões iniciais do modelo eram relativamente exatas, mas a partir de 1940, o modelo sobre-estimou o tamanho da população. Em 1942, a população tinha atingido 1898 aves, enquanto a previsão do modelo já era seis vezes maior (11.488 aves). Esta diferença provavelmente reflete o esgotamento de recursos na ilha pela população crescente de faisões. Infelizmente, este interessante experimento ecológico foi interrompido abruptamente durante a II Guerra Mundial quando o Exército dos Estados Unidos montou um campo de treinamento na ilha e comeu prontamente todos os faisões!

URSOS PARDOS DO PARQUE NACIONAL DE *YELLOWSTONE*

No passado, o Urso pardo (*Ursus arctos horribilis*) distribuía-se por quase toda a América do Norte. Hoje, a sua distribuição nos 48 estados contíguos dos Estados Unidos rêduz-se a seis populações fragmentadas no Noroeste, algumas delas com menos de 10 indivíduos. O Parque Nacional de *Yellowstone* suporta uma das maiores populações restantes, que flutua marcadamente de ano para ano (Figura 1.6).

Claramente, os dados populacionais dos Ursos pardos não se ajustam a um modelo de crescimento exponencial simples, mas eles podem ser descritos por um modelo exponencial mais complexo que incorpora estocasticidade ambiental (Dennis et al. 1991). A estimativa de r fornecida por este modelo é de –0,003034 ursos / (urso • ano), sugerindo que, a longo prazo, a população diminuirá lentamente. No entanto, a variância desta estimativa é relativamente grande, portanto não deveríamos nos surpreender ao encontrar períodos ocasionais de crescimento populacional. Com base neste modelo, o prognóstico para a população de Ursos pardos de *Yellowstone* não é bom. O modelo prevê que a população certamente descerá abaixo dos 10 indivíduos, nível que praticamente garante a extinção. Todavia, como o r é próximo de zero e a sua variância é grande, a estimativa do tempo até à extinção é de 200 anos. Assim, o modelo sugere que a população não está sujeita a um grande risco imediato de extinção, mas que, a longo prazo ela é capaz de atingir níveis perigosamente baixos.

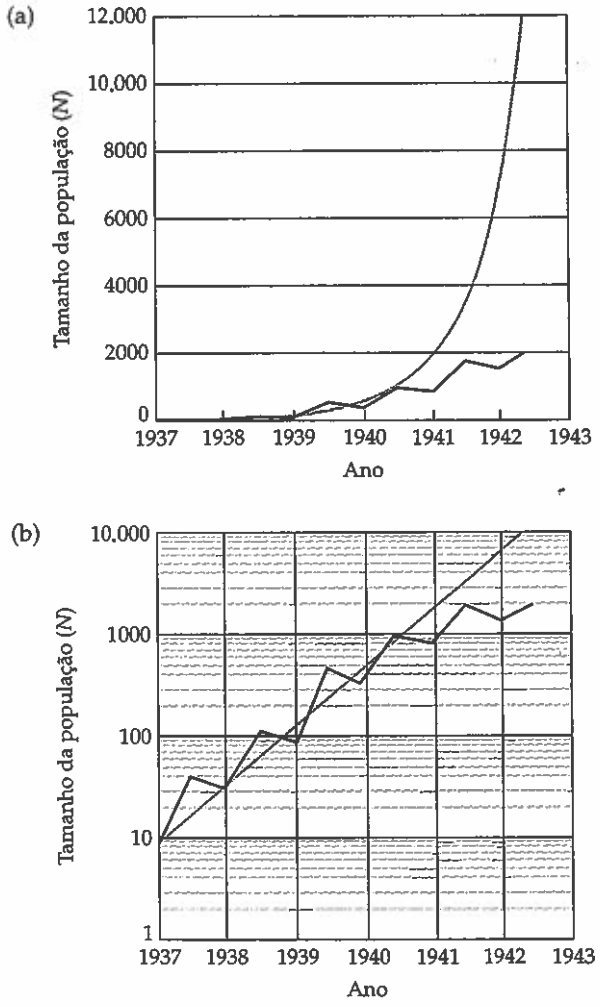


Figura 1.5 Crescimento populacional do faisão (*Phasianus colchicus torquatus*) introduzido na ilha Protection. A linha fina mostra a trajetória de crescimento exponencial hipotética, com $r = 1{,}3217$ indivíduos / (indivíduo • ano); a linha grossa mostra o tamanho populacional observado. Para comparação, os tamanhos populacionais foram representados numa escala linear em (a) e numa escala logarítmica em (b). Note que a escala logarítmica é de base 10, não de base e. (Dados de Lack 1967.)

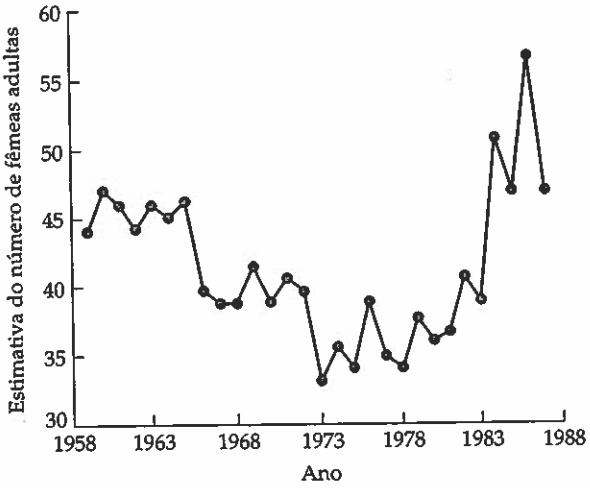


Figura 1.6 Tamanho da população de urso pardo (*Ursus arctos horribilis*) no Parque Nacional de *Yellowstone*. Estes dados foram usados para construir um modelo de crescimento exponencial que incorpora estocasticidade ambiental. A estimativa de r resultante deste modelo foi de -0,003034 indivíduos / (indivíduo • ano). (Segundo Dennis et al. 1991.)

Esta projeção assume que a variabilidade subjacente a b e d será mantida no futuro. Desta forma, o modelo não incorpora acontecimentos catastróficos, tais como o incêndio de *Yellowstone* em 1988, ou futuras alterações na atividade humana e na estratégia de manejo do parque, como o encerramento em 1970-1971 das lixeiras do parque, que eram uma importante fonte de alimento para os ursos. Como este modelo retrata o crescimento exponencial num ambiente estocástico, ele não incorpora a limitação de recursos, que poderia levar a previsões distintas (ver Capítulo 2). Finalmente, as previsões do modelo mudarão à medida que novos dados dos censos anuais de ursos forem sendo incorporados. Cada vez mais, os biólogos da conservação e os gestores de parques usam modelos populacionais quantitativos para estimar o risco de extinção de espécies em perigo. Uma grande parte destes modelos se baseia nos princípios de crescimento exponencial que desenvolvemos neste capítulo.

Problemas

1.1 Em 1993, quando foi escrita a primeira edição inglesa deste livro, esperava-se que a população humana mundial duplicasse em aproximadamente 50 anos. Assumindo que o crescimento é contínuo, calcule o r para a população humana. Se a população de 1993 era de 5,4 bilhões, qual seria a população projetada para o ano 2000?

O futuro chegou! Em 2 de Agosto de 2000, a melhor estimativa para a população mundial era de 6,087 bilhões – só um pouco maior que as projeções do modelo em 1993. Para ver a estimativa atual da população humana, visite a página do departamento de censos dos Estados Unidos:

http://www.census.gov/main/www/popclock.html

Este portal tem um "relógio" em tempo real, que mostra estimativas da população dos Estados Unidos e do mundo. Qual é a data de hoje para você, leitor, e qual é a população humana nesse momento?

1.2 Você está estudando uma população de 3000 besouros. Durante o período de um mês você registrou 400 nascimentos e 150 mortes na população. Estime r e projete o tamanho da população daqui a seis meses.

1.3 Durante cinco dias consecutivos, você mediu o tamanho de uma população de planárias em crescimento como 100, 158, 315 e 794 indivíduos. Faça um gráfico do logaritmo (base e) do tamanho da população e use-o para estimar r.

1.4 Uma população de ervas anuais aumenta o seu tamanho em 12% ao ano. Qual é o tempo de duplicação aproximado?

* 1.5 Você está estudando uma população de orquídeas ameaçada, para a qual $b = 0{,}0021$ nascimentos / (indivíduo • ano) e $d = 0{,}0020$ mortes / (indivíduo • ano). Atualmente a população tem 50 plantas. Existe um plano de construção de um centro comercial que eliminaria metade do habitat das orquídeas e reduziria a população para 30 plantas. Estime o impacto do plano de construção sobre a probabilidade de extinção das orquídeas.

* Problema avançado

CAPÍTULO 2

Crescimento Logístico de Populações

Apresentação e Previsões do Modelo

No Capítulo 1, assumimos (sem realismo) que os recursos para o crescimento populacional são ilimitados. Conseqüentemente, as taxas de natalidade e mortalidade per capita, b e d, permaneceram constantes. É verdade que exploramos alguns modelos em que b e d flutuavam ao longo do tempo (estocasticidade ambiental), mas essas flutuações eram **independentes da densidade**; em outras palavras, as taxas de natalidade e mortalidade não dependiam do tamanho da população. Neste capítulo, vamos assumir que os recursos para crescimento e reprodução são limitados. Logo, as taxas de natalidade e mortalidade dependem do tamanho da população. Para derivar este **modelo de crescimento logístico**, mais complexo, começaremos com a equação de crescimento já conhecida:

$$\frac{dN}{dt} = (b' - d')N \qquad \text{Expressão 2.1}$$

mas agora vamos modificar b' e d' para que eles fiquem dependentes da densidade e respondam à superlotação.

DENSO-DEPENDÊNCIA

Perante uma situação de sobre-população crescente, nossa expectativa é de que a taxa de natalidade per capita *diminua* devido à falta de comida e recursos para a reprodução dos organismos. A fórmula mais simples para a diminuição da taxa de natalidade é a de uma linha reta (veja Figura 2.1):

$$b' = b - aN \qquad \text{Expressão 2.2}$$

Nesta expressão, N é o tamanho da população, b' é a taxa de natalidade per capita, e b e a são constantes. De acordo com a Expressão 2.2, quanto maior o N, menor a taxa de natalidade. Por outro lado, se o N for próximo de zero, a taxa de natalidade será próxima de b. A constante b é a taxa de natalidade que seria atingida em condições ideais (sublotadas), enquanto b' é a verdadeira taxa de natalidade, diminuída pela superlotação. Assim, b tem a mesma interpretação que no modelo de crescimento exponencial original: ele é a taxa instantânea de nascimentos per capita, quando não existe limitação de recursos. A constante a mede a força da denso-dependência. Quanto maior for a, mais acentuada é a diminuição da taxa de natalidade por cada indivíduo que é acrescentado à população. Se não houver denso-dependência, teremos $a = 0$, e a taxa de natalidade será b independentemente do tamanho da população. Desta forma, o modelo de crescimento exponencial é um caso particular do modelo logístico em que não existem efeitos da superlotação. Na taxa de natalidade ($a = 0$) ou na taxa de mortalidade ($c = 0$).

Por um raciocínio semelhante, podemos modificar a taxa de mortalidade para que ela reflita a denso-dependência. Neste caso, esperamos que a taxa de mortalidade *aumente* à medida que a população cresce:

$$d'=d+cN \qquad \text{Expressão 2.3}$$

Novamente, a constante d é a taxa de mortalidade quando o tamanho da população é próximo de zero e a população está crescendo (quase) exponencialmente. A constante c mede o aumento da taxa de mortalidade devido à denso-dependência.

As Expressões 2.2. e 2.3 são as mais simples descrições matemáticas dos efeitos da superlotação nas taxas de natalidade e mortalidade. Em populações reais, as funções podem ser bem mais complexas. Por exemplo, as alterações de b' e d' podem não ser lineares; alternativamente, b' e d' podem permanecer constantes até que a população atinja uma densidade crítica. Alguns animais podem reproduzir-se, caçar, cuidar de suas crias, ou evitar predadores mais eficientemente em grupo do que sozinhos. Para estas populações pode até acontecer que b' aumente e d' diminua com o crescimento da população. Este **efeito de Allee** (Allee et al. 1949), normalmente, é relevante em populações pequenas e pode resultar num tamanho populacional crítico, abaixo do qual se dá a extinção (ver Problema 2.3). Mas à medida que a população cresce, esperamos também que apareçam efeitos negativos da densidade devido ao esgotamento de recursos.

Note que, neste modelo *ambas* as taxas (de natalidade e mortalidade) são dependentes da densidade. No entanto, poderia acontecer que apenas a taxa de mortalidade fosse afetada pelo tamanho da população e que a taxa de natalidade fosse independente da densidade, ou vice-versa. Felizmente, a álgebra dos diferentes cenários funciona exatamente da mesma forma (ver Problema 2.5). Basta que a taxa de natalidade *ou* a taxa de mortalidade apresentem denso-dependência, para que possamos obter o modelo logístico.

Agora vamos introduzir as Expressões 2.2 e 2.3 na Expressão 2.

$$\frac{dN}{dt} = [(b - aN) - (d + cN)]N \qquad \text{Expressão 2.4}$$

Rearranjando os termos:

$$\frac{dN}{dt} = [(b - d) - (a + c)N]N \qquad \text{Expressão 2.5}$$

Em seguida, multiplicamos a Expressão 2.5 por $[(b - d)/(b - d)]$. Como este termo é igual a 1,0, ele não altera os resultados, mas nos permite simplificar mais a expressão:

$$\frac{dN}{dt} = \left[\frac{(b - d)}{(b - d)}\right][(b - d) - (a + c)N]N \qquad \text{Expressão 2.6}$$

$$\frac{dN}{dt} = [(b - d)] \left[\frac{(b - d)}{(b - d)} - \frac{(a + c)}{(b - d)} N \right] N \qquad \text{Expressão 2.7}$$

Tratando $(b - d)$ como r, temos:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left[1 - \frac{(a + c)}{(b - d)} N \right] \qquad \text{Expressão 2.8}$$

CAPACIDADE DE SUPORTE

Como a, c, b e d são constantes na Expressão 2.8, podemos definir uma nova constante K:

$$K = \frac{(b - d)}{(a + c)} \qquad \text{Expressão 2.9}$$

A constante K não é só usada por conveniência matemática. Ela também pode ser interpretada biologicamente como **capacidade de suporte** do ambiente. K representa o tamanho populacional máximo suportável por uma variedade de recursos potencialmente limitantes, tais como espaço, alimento e abrigo. No nosso modelo, estes recursos vão escasseando cada vez mais à medida que a superlotação aumenta. Como K representa o tamanho populacional máximo sustentável, as suas unidades são números de indivíduos. Substituindo K na Expressão 2.8 obtemos:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) \qquad \text{Equação 2.1}$$

A Equação 2.1 é a equação do crescimento logístico, introduzida na ecologia em 1838 por P.-F. Verhulst (1804-1849). Ela é a mais simples entre as equações que descrevem o crescimento populacional com recursos limitados e serve de base para muitos modelos em ecologia.

A equação do crescimento logístico é semelhante à equação do crescimento exponencial (rN) multiplicada por um termo adicional entre parênteses ($1 - N/K$). O termo entre parênteses representa a **porção não-utilizada da capacidade de suporte**. Analogamente, pense na capacidade de suporte como uma moldura quadrada onde cabe um determinado número de azulejos, que são os indivíduos. Se a população chegar a exceder a capacidade de suporte, teremos mais azulejos do que espaço na moldura. Quando não há excesso, a porção não utilizada da capacidade de suporte é a percentagem da área da moldura que fica vazia (Krebs 1985).

Por exemplo, suponha que $K = 100$ e $N = 7$. A porção não-utilizada da capacidade de suporte é $[1 - (7/100)] = 0{,}93$. A população está relativamente sub-lotada e está crescendo a 93% da taxa de crescimento para uma população em incremento exponencial $[rN(0{,}93)]$. Em contrapartida, se a população estiver

próxima de K ($N = 98$), a porção não-utilizada da capacidade de suporte do ambiente é pequena: [1 - (98/100)] = 0,02. Conseqüentemente, a população cresce bem devagar, a 2% da taxa de crescimento exponencial [$rN(0,02)$]. Finalmente, se a população alguma vez exceder a capacidade de suporte ($N > K$), o termo entre parênteses passa a ser negativo, significando que a taxa de crescimento será menor que zero, e a população diminuirá em direção a K. Desta forma, as taxas de natalidade e de mortalidade denso-dependentes efetivamente freiam o crescimento populacional exponencial.

Quando é que a população para de crescer? Tal como no modelo exponencial, a taxa de crescimento populacional (dN/dt) é zero quando o r ou o N são iguais a zero. Mas no modelo logístico, a população também para de crescer quando $N = K$. Isto está ilustrado na Figura 2.1, que mostra as funções de natalidade e mortalidade denso-dependentes no mesmo gráfico. As duas linhas se intersectam no ponto em que $N = K$ e formam um **equilíbrio estável**. O equilíbrio é estável porque independentemente do seu tamanho inicial, a população se deslocará para K. Se N for inferior a K, estaremos num ponto à esquerda da intersecção das linhas de natalidade e mortalidade. Nesta região do gráfico a taxa de natalidade excede a taxa de mortalidade, logo, a população aumenta. Se estivermos à direita do ponto de interseção, a taxa de mortalidade será superior à taxa de natalidade, e a população diminui (ver apêndice).

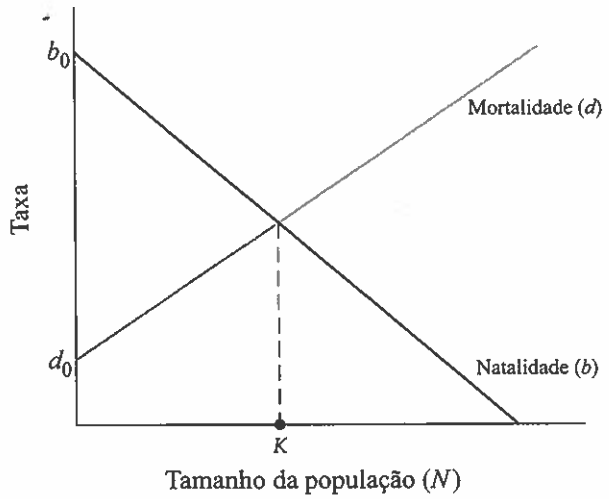


Figura 2.1 Taxas de natalidade e mortalidade denso-dependentes no modelo logístico. O gráfico mostra como as taxas de natalidade e mortalidade per capita mudam de acordo com a sobre-população. A população atinge um equilíbrio estável ($N = K$) na intersecção das curvas, onde as taxas de natalidade e mortalidade se igualam.

Tal como no modelo de crescimento exponencial, podemos aplicar as regras de cálculo para integrar a equação de crescimento e expressar o tamanho da população em função do tempo:

$$N_t = \frac{K}{1 + [(K - N_0)/N_0]e^{-rt}} \qquad \text{Equação 2.2}$$

Pela Equação 2.2, de acordo com o crescimento logístico, o gráfico de N em função do tempo tem a forma característica de uma curva em S (Figura 2.2). Quando a população é pequena, ela aumenta rapidamente, a uma taxa ligeiramente inferior à prevista pelo modelo exponencial. A população cresce à taxa máxima quando $N = K/2$ (o ponto mais íngreme da curva), e posteriormente o crescimento abranda à medida que a população se aproxima de K (Figura 2.3a).

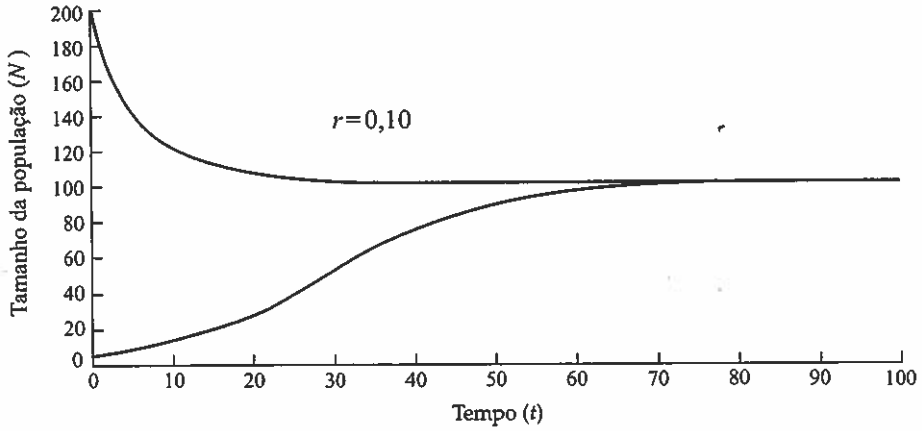


Figura 2.2 Curva de crescimento logístico. Quando o crescimento começa abaixo da capacidade de suporte, a trajetória de N em função do tempo descreve uma típica curva em forma de S. Acima da capacidade de suporte, a curva cai rapidamente para o equilíbrio. Neste exemplo, $K = 100$, e o tamanho inicial da população é 5 ou 200.

Isto contrasta com o modelo exponencial, onde a taxa de crescimento populacional aumenta linearmente com o tamanho da população (Figura 2.3b). No modelo logístico, no caso da população começar acima de K, a Equação 2.1 toma um valor negativo, e o N decresce em direção à capacidade de suporte.

Independentemente do número inicial de indivíduos (N_0), se a população cresce de acordo com o modelo logístico, ela atingirá rapidamente uma capacidade de suporte fixa, que é unicamente determinada por K. No entanto, o tempo necessário para atingir o equilíbrio é proporcional a r; populações de crescimento rápido atingem K mais rapidamente.

Pressupostos do Modelo

Como o modelo logístico é derivado do modelo exponencial, ele segue os mesmos pressupostos de ausência de retardos, migração, variação genética ou estrutura etária na população. No entanto, como no modelo logístico os recursos são limitados, precisamos introduzir mais dois pressupostos:

✓***Capacidade de suporte constante.*** Para obter uma curva de crescimento logístico em forma de S, precisamos assumir que K é constante: a disponibilidade de recursos não varia com o tempo. Mais adiante neste capítulo, eliminaremos este pressuposto.

✓***Denso-dependência linear.*** O modelo logístico assume que cada indivíduo acrescentado à população contribui para o decréscimo da ***taxa de crescimento populacional per capita***. Isto está patente na Figura 2.4a, que mostra a taxa de crescimento per capita $(1/N)(dN/dt)$ em função do tamanho da população.

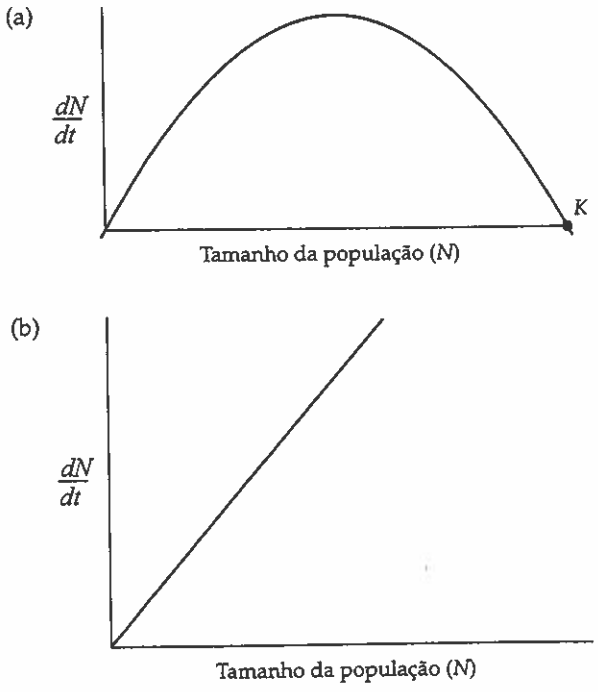


Figura 2.3 Taxa de crescimento populacional (dN/dt) em função do tamanho da população. (a) Crescimento logístico. (b) Crescimento exponencial.

Esta taxa per capita tem o valor máximo de $(b - d) = r$ quando N é próximo de zero, e diminui linearmente até zero quando o N atinge K. Se N exceder K, a taxa de crescimento per capita torna-se negativa. Embora b e d sejam constantes, as verdadeiras taxas de natalidade e mortalidade (b' e d') vão se alterando em função do tamanho da população (Expressões 2.2 e 2.3). Em contrapartida, o gráfico correspondente para o modelo exponencial é uma linha horizontal porque a taxa de crescimento per capita é independente do tamanho da população (Figura 2.4b).

Variações do Modelo

RETARDOS

Segundo o modelo logístico, cada vez que um indivíduo é acrescentado à população, a taxa de crescimento per capita diminui imediatamente. Mas em muitas populações podem existir **retardos** na resposta denso-dependente. Por exemplo, se uma população de gaivotas aumentar de tamanho no outono, a denso-dependência pode não se manifestar até à próxima primavera, quando as fêmeas puserem ovos. Numa floresta tropical, a mortalidade denso-dependente de Mogno (*Swietenia mahogani*) pode ocorrer na fase de plântula, mas a reprodução denso-dependente pode não acontecer até 50 anos depois, quando as árvores começarem a florir. Os indivíduos não ajustam o seu crescimento e reprodução imediatamente após a alteração dos recursos, e estes atrasos podem afetar a dinâmica das populações. A sazonalidade dos recursos, as respostas no crescimento populacional de presas, a estrutura etária e a estrutura de tamanhos nas populações de consumidores podem introduzir importantes retardos no crescimento populacional.

Como incorporar retardos no nosso modelo? Suponha que existe um retardo de duração τ entre a alteração no tamanho da população e o seu efeito na taxa de crescimento populacional. Em conseqüência, a taxa de crescimento da população no tempo t (dN/dt) será controlada pelo seu tamanho no tempo $t - \tau$ passado ($N_{t-\tau}$). Incorporando este retardo na equação de crescimento logístico obtém-se:

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N_{t-\tau}}{K}\right) \qquad \text{Equação 2.3}$$

O comportamento desta **equação diferencial com retardo** depende de dois fatores: (1) a duração do tempo de retardo τ, e (2) o "tempo de resposta" da população, que é inversamente proporcional ao r (May 1976). Populações com taxas de crescimento rápidas têm tempos de resposta curtos ($1/r$).

O quociente do retardo τ pelo tempo de resposta ($1/r$), ou $r\tau$, controla o crescimento da população. Se $r\tau$ é "pequeno" ($0 < r\tau < 0{,}368$), a população cresce

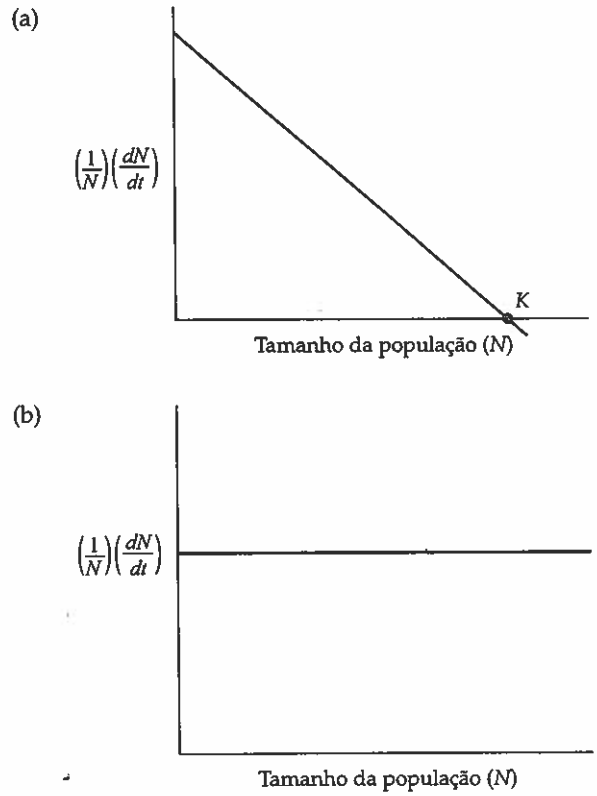


Figura 2.4 Taxas de crescimento per capita $(1/N)(dN/dt)$ em função do tamanho da população. (a) Crescimento logístico. (b) Crescimento exponencial.

suavemente até à capacidade de suporte (Figura 2.5a). Se $r\tau$ for "médio" (0,368 $< r\tau <$ 1,570), a população inicialmente excede a capacidade de suporte, mas eventualmente diminui até ficar abaixo dela; estas **oscilações amortecidas** diminuem com o tempo, até K ser atingido (Figura 2.5b). Os valores numéricos exatos destas trajetórias não são relevantes. O que importa é entender como o comportamento do modelo muda à medida que $r\tau$ vai aumentando.

Se $r\tau$ for "grande" ($r\tau > 1{,}570$) a população entra num **ciclo limite estável**, aumentando e diminuindo periodicamente em torno de K, mas nunca estabilizando num determinado ponto de equilíbrio (Figura 2.5c). A capacidade de suporte é o ponto médio entre os pontos máximo e mínimo dos ciclos. O ciclo é estável porque se a população for perturbada, ela retornará às mesmas oscilações características. Quando $r\tau$ é grande, o retardo é tão maior que o tempo de resposta, que a população excede K e diminui aquém de K repetidamente. A população se assemelha a um sistema de aquecimento com o termostato avaria-

do, constantemente esfriando em excesso e sobre-aquecendo, sem nunca atingir uma temperatura de equilíbrio.

Populações cíclicas são caracterizadas pela sua amplitude e período (Figura 2.5c). A amplitude é a diferença entre os tamanhos populacionais máximo e médio. Ela é medida sobre o eixo dos y no gráfico de N versus t, e a sua unidade é o número de indivíduos. Quanto maior a amplitude, maiores as flutuações da população. Se a amplitude for muito grande, a população pode bater no "fundo" de zero indivíduos e se extinguir. O período é o tempo necessário para completar uma oscilação. Ele é medido no eixo dos x, em unidades de tempo. Quanto mais longo o período, mais longo o tempo entre picos populacionais.

Em um modelo logístico com retardo, a amplitude dos ciclos aumenta com valores crescentes de $r\tau$. Isto faz sentido intuitivamente. Se a população está crescendo muito rapidamente, ou se o tempo de retardo é muito longo, ela vai passar bem acima de K antes de começar a diminuir.

O período do ciclo é sempre próximo de 4τ, independentemente da taxa intrínseca de crescimento. Deste modo, uma população com um retardo de um ano deveria atingir um pico de densidade de quatro em quatro anos. Porque é que o período do ciclo é quatro vezes o tempo de retardo ? Quando a população atinge K, ela continua crescendo por um tempo τ antes de começar a diminuir. A distância entre K e o pico populacional é de aproximadamente um quarto do ciclo, de tal forma que o comprimento do ciclo anda em torno de 4τ. Este resultado talvez explique a observação de muitas populações de mamíferos em ambientes sazonais de latitudes altas que apresentam picos cíclicos de três em três ou de quatro em quatro anos (May 1976; ver Capítulo 6).

CRESCIMENTO POPULACIONAL DISCRETO

Vamos agora explorar um modelo denso-dependente em que o crescimento da população é discreto, em vez de ser contínuo. Uma versão discreta da equação logística é:

$$N_{t+1} = N_t + r_d N_t \left(1 - \frac{N_t}{K}\right) \qquad \text{Equação 2.4}$$

Esta equação de crescimento logístico discreto é análoga ao modelo contínuo (Equação 2.1) da mesma forma que a Equação 1.4 era análoga ao modelo exponencial original (Equação 1.2). Note que a taxa de crescimento é expressa pelo fator de crescimento discreto r_d, descrito no Capítulo 1.

Um modelo de crescimento populacional discreto sempre incorpora um retardo de duração 1,0. O tamanho da população em um passo de tempo no futuro (N_{t+1}) depende do tamanho da população no presente (N_t). Na última seção vimos que, na presença de um retardo, o produto $r\tau$ controla a dinâmica. No modelo discreto, como o retardo tem duração 1,0, a dinâmica depende inteiramente de r_d.

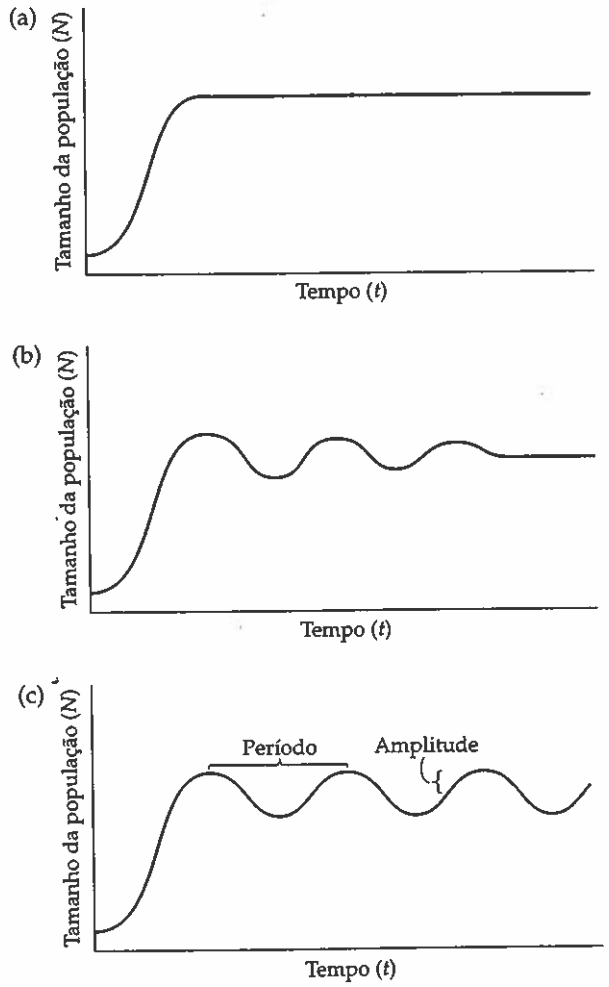


Figura 2.5 Curvas de crescimento logístico com retardo. O comportamento do modelo depende de $r\tau$, o produto da taxa intrínseca de crescimento pelo tempo de retardo. (a) Com $r\tau$ "pequeno" o comportamento é semelhante ao do modelo sem retardo. (b) $r\tau$ "médio" gera oscilações amortecidas e convergência para a capacidade de suporte. (c) $r\tau$ "grande" gera um ciclo limite estável sem convergência para a capacidade de suporte.

Se r_d não é grande, o comportamento da equação discreta é semelhante ao da sua parente contínua. Para valores de r_d "muito pequenos" ($r_d < 2{,}000$), a população se aproxima de K com oscilações amortecidas (Figura 2.6a). Para valores de r_d um pouco maiores ($2{,}000 < r_d < 2{,}449$), a população entra em um ciclo limite estável de dois pontos. Isto é semelhante ao modelo contínuo, com a diferença de que a população sobe e desce bruscamente, em vez de seguir uma curva suave. Os pontos do modelo discreto correspondem aos picos e vales do ciclo (Figura 2.6b). Para valores de r_d entre 2,449 e 2,570, a população cresce com ciclos limite mais complexos. Por exemplo, um ciclo limite de quatro pontos passa por dois picos distintos e dois vales distintos antes de começar a se repetir. O número de pontos no ciclo limite aumenta geometricamente (2, 4, 8, 16, 32, 64) à medida que o valor de r_d aumenta dentro deste intervalo (Figura 2.6c).

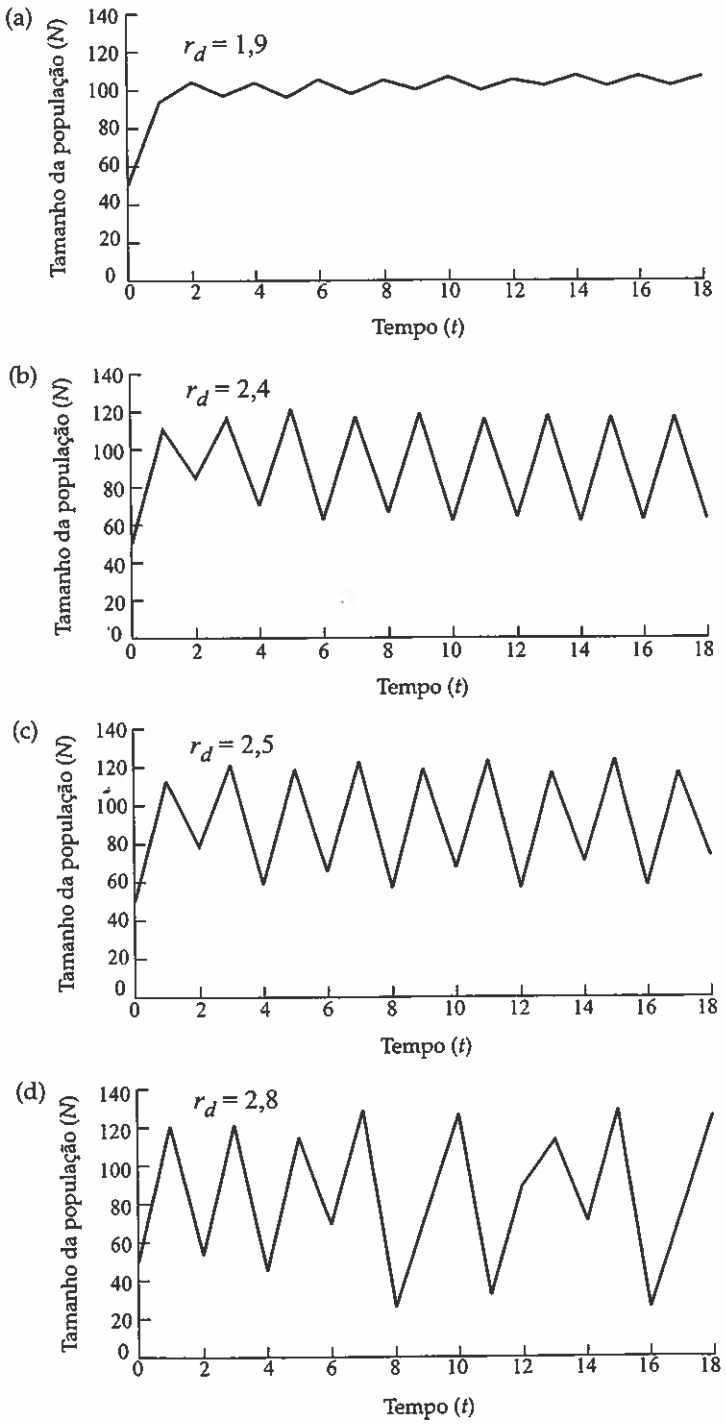
Mas se r_d for maior que 2,570, o ciclo limite se quebra, e a população passa a crescer de acordo com um padrão complexo e não-repetitivo conhecido como **caos** (Figura 2.6d). Os modelos matemáticos de caos são importantes em muitos campos da ciência, desde a descrição de fluxos turbulentos até à previsão de grandes padrões climáticos.

Os biólogos de populações foram dos primeiros cientistas a notar que equações discretas simples podem gerar padrões complexos (May 1974b). O que é interessante no caos é que, um modelo que é inteiramente determinístico pode gerar flutuações de tamanho populacional aparentemente aleatórias. Na verdade, o percurso de uma população caótica pode ser tão complexo que se torna difícil de distinguir do percurso de uma população estocástica.

No entanto, caos não significa mudança estocástica ou aleatória. As flutuações em uma população caótica não têm nenhuma relação com o acaso ou a aleatoriedade. Uma vez definidos os parâmetros do modelo (K, r_d, e N_0), produzir-se-á o mesmo percurso populacional errático em cada execução do modelo. A origem destas flutuações erráticas é a resposta denso-dependente da equação logística, combinada com o retardo inerente ao modelo discreto. Se alterarmos as condições iniciais, por exemplo, mudando o tamanho inicial da população (N_0), ela divergirá cada vez mais com o passar do tempo (Figura 2.7).

Em contrapartida, uma população verdadeiramente estocástica flutua porque um ou mais dos seus parâmetros (r_d ou K) muda a cada passo no tempo. Num modelo estocástico, se alterarmos ligeiramente a população inicial, os percursos da população não vão divergir. Na próxima seção vamos explorar modelos estocásticos em que a capacidade de suporte muda com o tempo.

Figura 2.6 O comportamento da curva de crescimento logístico discreto é determinado pela magnitude de r_d. (a) r_d "muito pequeno" gera oscilações amortecidas (r_d=1,9). (b) r_d "pequeno" gera um ciclo limite estável de dois pontos (r_d = 2,4). r_d "médio" gera um ciclo limite estável mais complexo, com quatro pontos (r_d = 2,5). r_d "grande" gera um padrão de flutuações caótico, aparentemente aleatório (r_d = 2,8).


(a)
$r_d = 1{,}9$
(b)
$r_d = 2{,}4$
(c)
$r_d = 2{,}5$
(d)
$r_d = 2{,}8$
Tamanho da população (N)
Tempo (t)
0
20
40
60
80
100
120
140
0
2
4
6
8
10
12
14
16
18

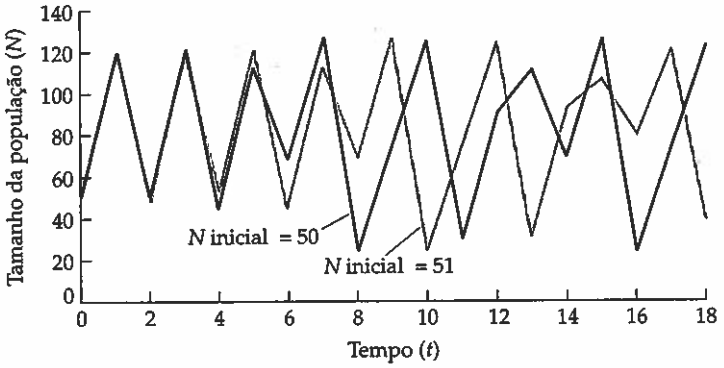


Figura 2.7 Divergência entre percursos populacionais caóticos. As duas populações seguem a mesma equação logística, mas o valor inicial de N é 50 para uma e 51 para a outra. Note que, à medida que o tempo passa, as duas populações divergem cada vez mais uma da outra.

VARIAÇÃO ALEATÓRIA DA CAPACIDADE DE SUPORTE

Na nossa análise da estocasticidade ambiental (Capítulo 1), assumimos que os recursos eram limitados, mas que r variava aleatoriamente com o tempo. Agora, para o modelo logístico, vamos assumir que r é fixo, mas a capacidade de suporte varia aleatoriamente com o tempo. A variação aleatória no K significa que o tamanho populacional máximo que o ambiente pode suportar varia imprevisivelmente com o tempo. Como é que esta variação dos recursos afeta o comportamento do modelo logístico? Há varias abordagens matemáticas a este problema (May 1973, Roughgarden 1979) e nenhuma delas dá uma resposta simples.

No modelo exponencial, vimos que o tamanho médio da população quando r variava aleatoriamente era o mesmo que no modelo determinístico, ou sem variação de r ($\overline{N}_t = N_0 e^{\overline{r}t}$). Logo, você poderia achar que o tamanho médio da população no modelo logístico deveria aproximar-se à capacidade de suporte média ($\overline{K}$). Mas este não é o caso. Na verdade, $\overline{N}$ será sempre *menor* que $\overline{K}$. Por que? Quando uma população está acima de K, ela declina mais rápido do que uma população que está aumentando a partir de um nível correspondente abaixo de K (ver Problema 2.4). Esta assimetria se reflete na Figura 2.2, que mostra como os percursos da população acima e abaixo de K não se espelham um no outro. Se a capacidade de suporte for descrita pela sua média ($\overline{K}$) e variância (σ_K^2), uma aproximação grosseira do tamanho médio da população será (May 1974a):

$$\overline{N} \approx \overline{K} - \frac{\sigma_K^2}{2} \qquad \text{Equação 2.5}$$

Assim, quanto mais variável for o ambiente, menor será a média do tamanho populacional. O padrão das flutuações populacionais também depende de r (Levins

1969). Populações com r alto são muito sensíveis às variações de K, e têm tendência a seguir essas flutuações muito de perto. Conseqüentemente, o tamanho populacional médio será apenas ligeiramente inferior à média da capacidade de suporte. Em contraste, populações com r baixo são relativamente lentas e não apresentarão grandes diminuições ou aumentos (Figura 2.8); $\bar{N}$ será algo mais baixo que para populações com r alto.

VARIAÇÃO PERIÓDICA NA CAPACIDADE DE SUPORTE

Suponha que K varie repetidamente, de forma cíclica, em vez de flutuar aleatoriamente. Variações cíclicas na capacidade de suporte caracterizam muitas populações em latitudes temperadas com ambientes sazonais. Estas variações podem ser descritas com uma função de co-seno (May 1976):

$$K_t = k_0 + k_1[\cos(2\pi t/c)] \qquad \text{Equação 2.6}$$

Aqui, K_t é a capacidade de suporte no tempo t, k_0 é a capacidade de suporte média, k_1 é a amplitude do ciclo, e c é o comprimento do ciclo. À medida que t aumenta, o termo do co-seno, entre colchetes, varia ciclicamente entre −1 e 1. Logo, durante um único ciclo de comprimento c, a capacidade de suporte do ambiente varia desde um mínimo de $k_0 - k_1$ até um máximo de $k_0 + k_1$.

Como é que esta variação cíclica na capacidade de suporte afeta o crescimento populacional? O comprimento do ciclo funciona como uma espécie de retardo, e assim, uma vez mais, o comportamento do modelo depende de rc. Se rc é baixo ($\ll 1.0$), a população tende a "assimilar" as flutuações no ambiente e persiste em torno de:

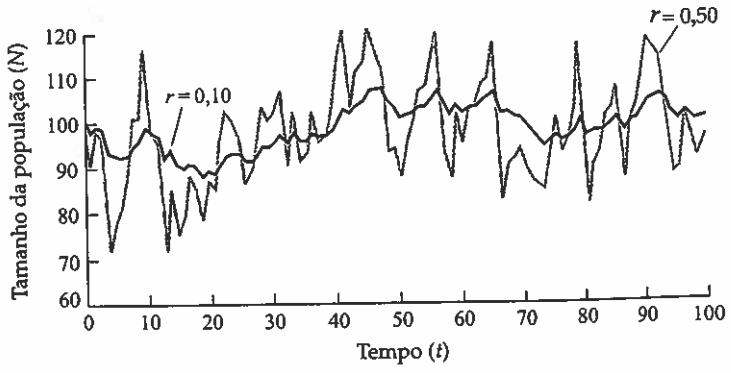


Figura 2.8 Crescimento populacional logístico com variação aleatória na capacidade de suporte. Note que a população com maior taxa de crescimento (r = 0,50) acompanha as flutuações da capacidade de suporte, enquanto a população com menor taxa de crescimento (r = 0,10) é menos variável e não responde tão rapidamente à variação dos recursos.

$$\bar{N} \approx \sqrt{k_0^2 - k_1^2} \qquad \text{Equação 2.7}$$

Logo, se rc é baixo, $\bar{N}$ é menor que K, e a redução é tanto maior quanto maior for a amplitude do ciclo; o padrão é semelhante ao de uma população em que K varia estocasticamente. Se rc é alto ($\gg 1.0$), a população tende a acompanhar as flutuações do ambiente:

$$N_t \approx k_0 + k_1 \cos(2\pi t / c) \qquad \text{Equação 2.8}$$

embora o faça num valor ligeiramente inferior à capacidade de suporte (Figura 2.9).

Por fim, as variações da capacidade de suporte, tanto estocásticas como periódicas, reduzem as populações, e quanto mais variável for o ambiente, menor será o tamanho médio da população. Num ambiente variável, populações com r alto, como é o caso de muitos insetos, deverão acompanhar as variações na capacidade de suporte, enquanto populações com r baixo, o caso de grandes mamíferos, deverão assimilar a variação ambiental e permanecer relativamente constantes.

Exemplos Empíricos

O TICO-TICO-CANTADOR DA ILHA DE MANDARTE

Mandarte é uma ilha rochosa de 6 hectares ao largo da costa da Columbia Britânica (no oeste do Canadá). Nesta ilha reside uma população de tico-ticos-cantadores (*Melospiza melodia*) que vem sendo estudada ao longo de várias décadas (Smith et al. 1991). Em média, a ilha recebe apenas uma fêmea imigrante por ano, o que significa que as mudanças no tamanho da população se devem predominantemente a nascimentos e mortes locais. Ao longo dos últimos 30 anos, a população variou entre 4 e 72 fêmeas reprodutivas e entre 9 e 100 machos reprodutivos. A população de tico-ticos da Ilha de Mandarte não se ajusta a um modelo de crescimento logístico simples; o tamanho da população varia e já se deram períodos de aumento seguidos de diminuições rápidas (Figura 2.10). Algumas destas diminuições, como a queda acentuada de 1988, foram causadas por invernos particularmente rigorosos associados a taxas de mortalidade elevadas. Outras diminuições não se correlacionaram com nenhuma alteração ambiental óbvia.

Apesar desta população ser claramente sacudida por alterações independentes da densidade, a denso-dependência subjacente também é bem evidente. Os machos de tico-ticos-cantadores defendem territórios que determinam o seu sucesso reprodutivo, mas o espaço e os recursos alimentares limitados impedem que muitos machos sequer cheguem a estabelecer um território. Estes "errantes"

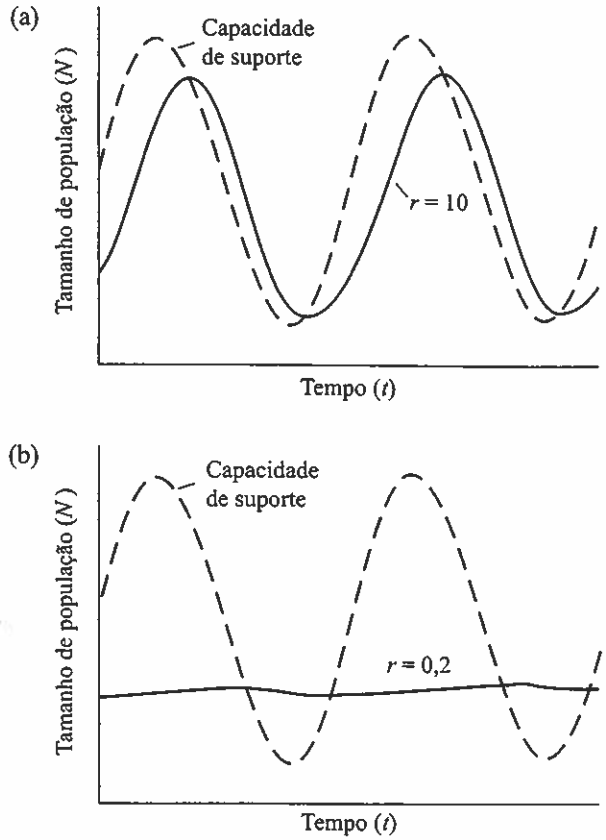


Figura 2.9 Crescimento logístico com variação periódica na capacidade de suporte. A capacidade de suporte do ambiente varia de acordo com uma função co-seno. Tal como na variação aleatória, a população com taxa de crescimento alta (r = 10) tende a acompanhar a variação (a), e a população com taxa de crescimento baixa (r = 0.2) tende a assimilá-la (b). A linha tracejada indica o K. (Baseado em May 1976.)

não-territoriais são indivíduos de comportamento submisso. A sua proporção aumentou de forma denso-dependente à medida que a população aumentou (Figura 2.11a). Quando os machos territoriais residentes foram experimentalmente removidos, os machos errantes tomaram rapidamente os seus territórios, de tal forma que a população reprodutiva residente se manteve aproximadamente constante.

A denso-dependência também está patente no número de filhotes sobreviventes por fêmea (Figura 2.11b), e na sobrevivência de juvenis (Figura 2.11c), sendo que ambos diminuíram com o aumento do tamanho da população. Estudos

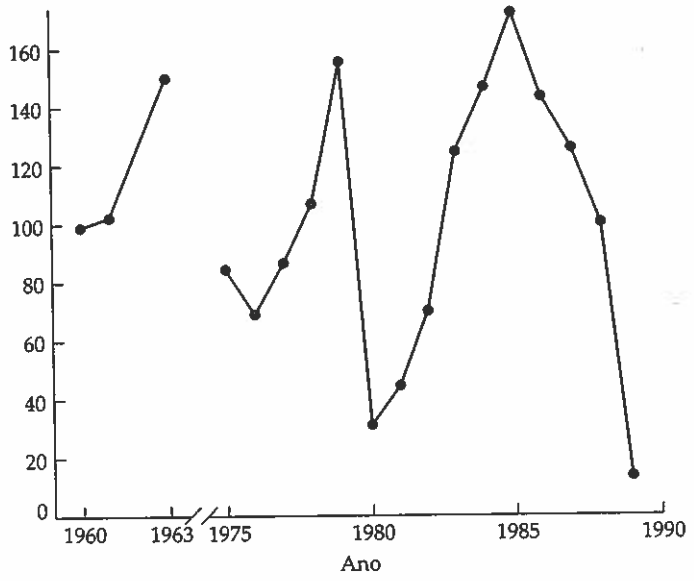


Figura 2.10 Tamanho da população de tico-ticos-cantadores (*Melospiza melodia*) na Ilha de Mandarte. (Baseado em Smith et al. 1991.)

experimentais confirmaram que a escassez de alimento foi o fator crítico: quando a quantidade de alimento disponível para os tico-ticos foi aumentada artificialmente, o sucesso reprodutivo das fêmeas aumentou quatro vezes (Arcese & Smith 1988). Desta forma, tanto a limitação de territórios como a de alimentos originaram taxas de natalidade e de mortalidade denso-dependentes nos tico-ticos-cantadores.

De qualquer forma, apesar da denso-dependência controlar potencialmente o tamanho da população, o risco de extinção para os tico-ticos da Ilha de Mandarte é provavelmente determinado por catástrofes ambientais imprevisíveis e outras forças independentes da densidade. Paradoxalmente, são as próprias flutuações independentes da densidade que nos permitem detectar a denso-dependência, porque elas empurram a população acima e abaixo do seu equilíbrio e revelam a dinâmica subjacente às taxas de natalidade e mortalidade.

DINÂMICA POPULACIONAL DE ASCÍDIAS SUBTIDAIS

As ascídias, ou tunicados, são invertebrados marinhos que se alimentam por filtração e costumam viver agarrados a colunas de cais ou paredes de rocha. Estes animais são componentes importantes das comunidades incrustantes por todo o mundo. As ascídias são cordados primitivos que se dispersam por meio de uma larva produzida sexualmente semelhante a um girino. A dinâmica populacional da ascídia perene *Ascidia menthula* foi objeto de um estudo de longo termo realizado em paredes de rocha vertical na costa ocidental da Suécia (Svane 1984).

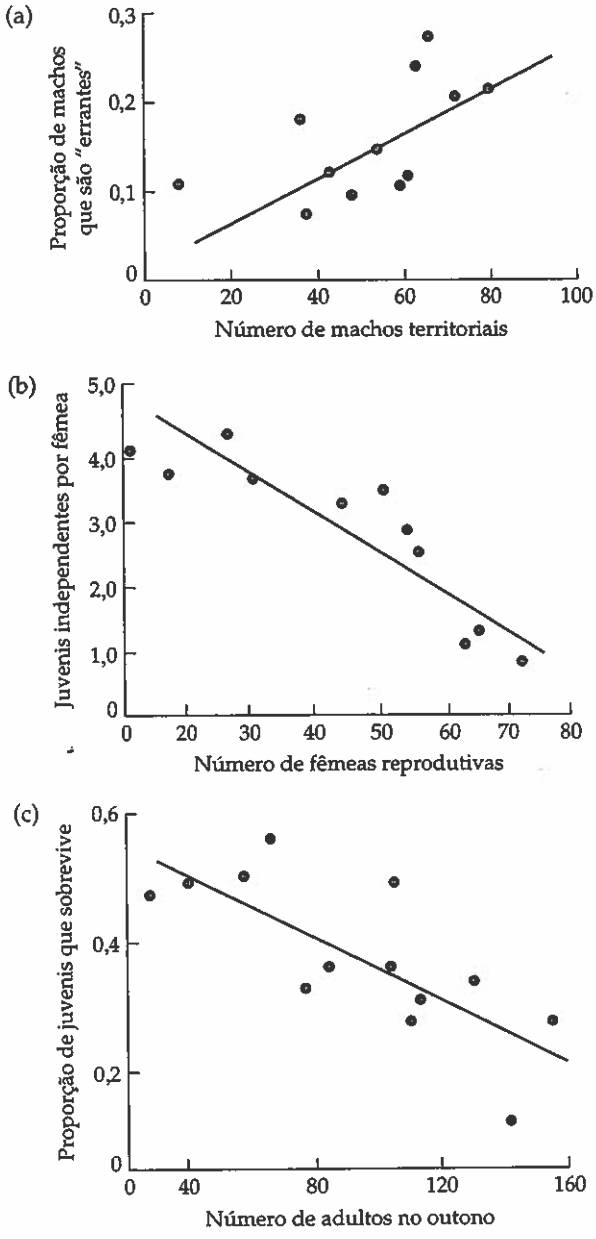


Figura 2.11 Denso-dependência na população de tico-ticos-cantadores da Ilha de Mandarte (*Melospiza melodia*). À medida que a densidade populacional aumenta (a) a proporção de machos "errantes" não-territoriais aumenta; (b) o tamanho de prole sobrevivente por fêmea diminui; (c) e a sobrevivência de juvenis diminui. (Baseado em Arcese & Smith 1988 e Smith et al. 1991.)

Seis populações foram monitoradas continuamente usando fotografias de parcelas permanentes tomadas ao longo de 12 anos. Dentro de fiordes e em lugares abrigados, a densidade era máxima em parcelas pouco profundas; já em lugares expostos, a densidade era máxima nas parcelas mais fundas. As populações flutuaram consideravelmente em todos os locais (Figura 2.12), ao contrário do previsto pelo modelo logístico básico. A mortalidade era principalmente devida à "terraplanagem" por ouriços do mar e às flutuações de temperatura. Aparentemente, estes fatores operavam independentemente da densidade, porque não se observou nenhuma relação entre a taxa de mortalidade e o tamanho da população (Figura 2.13a). Em contrapartida, a reprodução (medida pelo recrutamento de larvas) era denso-dependente e diminuía a densidades elevadas. A densidades baixas, notou-se a evidência de um efeito de Allee: o recrutamento efetivamente aumentava com a densidade populacional até se atingir uma densidade de aproximadamente 100 animais por metro quadrado (Figura 2.13b). As possíveis explicações para este efeito de Allee incluem a atração comportamental das larvas pelos adultos estabelecidos e a retenção de larvas por correntes de água locais.

Tal como nos tico-ticos da Ilha de Mandarte, estas ascídias mostraram alguns sinais de denso-dependência, apesar das populações nunca terem atingido uma capacidade de suporte estável. Tanto as ascídias como os tico-ticos foram afetados por flutuações de temperatura, no entanto estes efeitos pareceram mais sutis e mais demorados nas ascídias. Ao contrário das populações isoladas de tico-ticos, as populações de ascídias estavam potencialmente interligadas pela dispersão de larvas entre locais, de tal forma que um modelo realista da dinâmica das ascídias poderia ser particularmente complexo (ver Capítulo 4).

CRESCIMENTO LOGÍSTICO E O COLAPSO DAS POPULAÇÕES PESQUEIRAS

Para maximizar o rendimento pesqueiro em longo prazo, quantas toneladas de peixe deveriam ser pescadas em cada ano? Este problema do **rendimento ótimo** é muito relevante para a pesca comercial porque existem quantias de dinheiro astronômicas em questão, e porque a sobre-pesca tem sido um problema, pelo menos desde os anos 20, quando os estoques comerciais de muitas espécies começaram a dar sinais de declínio. A curva de crescimento logístico oferece uma receita simples, apesar de freqüentemente impopular, para atingir estratégias de pesca ótimas.

A estratégia ótima é aquela que maximiza a taxa de crescimento da população, porque esta taxa determina quão rapidamente se pode extrair peixe da população sem pôr em risco a continuidade de um estoque constante para produção futura. Se a população está crescendo de acordo com a equação logística (ou algum outro modelo que incorpore uma capacidade de suporte), a taxa de crescimento populacional máxima ocorre quando a população é mantida em $K/2$, metade da capacidade de suporte (Figura 2.3a). Duas outras estratégias produ-

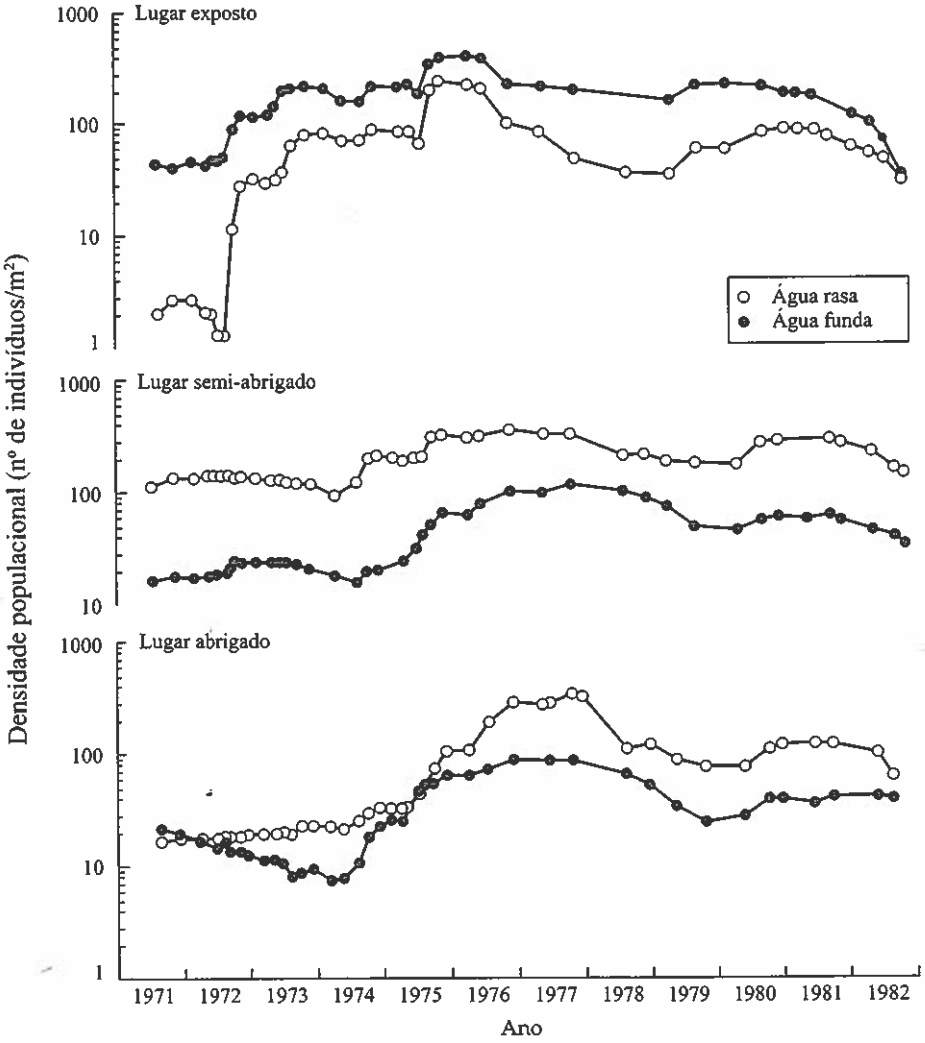


Figura 2.12 Densidade populacional de ascídias (*Ascidia mentula*) em seis localidades subtidais na costa da Suécia. As densidades populacionais em água rasa são superiores às de água funda, exceto nos locais mais expostos. Note o uso de uma escala logarítmica no eixo dos *y*, que atenua a aparência de flutuações populacionais. (Baseado em Svane 1984.)

zem rendimentos obrigatoriamente baixos. A primeira é a de ser extremamente conservador e remover muito poucos animais em cada coleta. Isto mantém um estoque permanente alto, mas o rendimento fica baixo porque a população está perto da capacidade de suporte e cresce lentamente. A outra estratégia é a de pescar muito, até a população ficar muito baixa. Isto também produz um rendimento baixo porque deixa muito poucos indivíduos para reprodução.

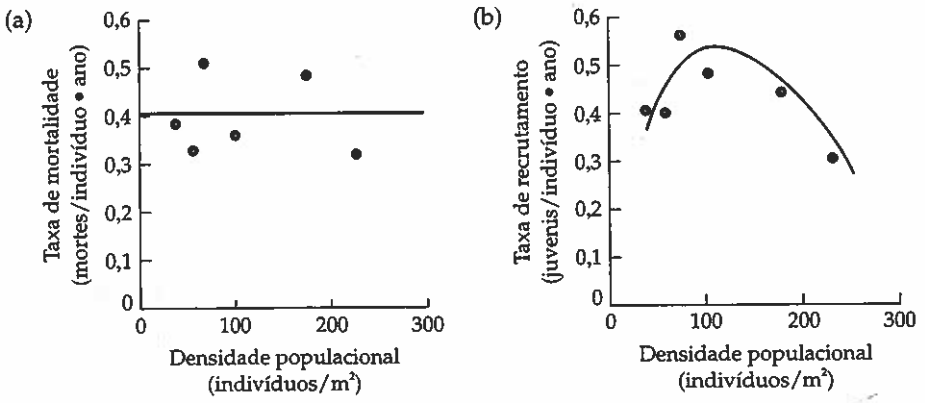


Figura 2.13 (a) Taxas de mortalidade independentes da densidade. A taxa de mortalidade das ascídias (*Ascidia mentula*) nos seis locais amostrados parece ser independente do tamanho da população. (b) Taxas de recrutamento denso-dependentes. A taxa de recrutamento de novos juvenis para a população de ascídias é denso-dependente e é mais baixa nas populações mais densas. Note um possível efeito de Allee, uma vez que o recrutamento também é mais baixo nos locais com abundância baixa. (Baseado em Svane 1984.)

Infelizmente, esta última estratégia, a de sobre-pesca, tem sido seguida por todas as pescarias do mundo. A figura 2.14 mostra a captura anual de anchovas Peruanas (*Engraulis ringens*) ajustada às previsões de um modelo logístico simples. O modelo prevê um rendimento máximo sustentado de aproximadamente 10 a 11 milhões de toneladas por ano. A captura anual andou próximo deste máximo sustentado desde 1964 a 1971. Em 1972 a pescaria da anchova Peruana colapsou, em parte devido à sobre-pesca e em parte devido ao El Niño (evento que envolve alteração da temperatura e circulação oceânica junto à costa do Peru) e a produtividade baixou drasticamente. Apesar da pesca ter sido reduzida para permitir a recuperação dos estoques, as populações de anchova nunca atingiram os níveis do passado e o rendimento continua baixo (Figura 2.15). A tecnologia cada vez mais sofisticada e a utilização de grandes navios-fábrica têm esgotado os estoques mundiais de muitas populações de peixe, a ponto de condenar a própria indústria ao colapso econômico. Em 1989, por exemplo, o custo de operação dos 3 milhões de navios pesqueiros do mundo foi estimado em US$ 92 bilhões, enquanto a captura total valeu apenas US$ 72 bilhões (Pitt 1993). O desaparecimento de sociedades humanas que dependem da pesca é inevitável.

A situação só pode ser remediada com restrições mundiais à pesca e reduções imediatas na captura. Infelizmente, isto não será fácil porque cada navio procura pescar intensivamente para maximizar o seu rendimento em curto prazo. As populações de peixe migratórias não olham a fronteiras políticas, dificultando a aplicação de acordos internacionais. Na exploração de recursos naturais, o problema do lucro a curto versus longo prazo é conhecido como "a tragédia dos comuns" (Hardin 1968).

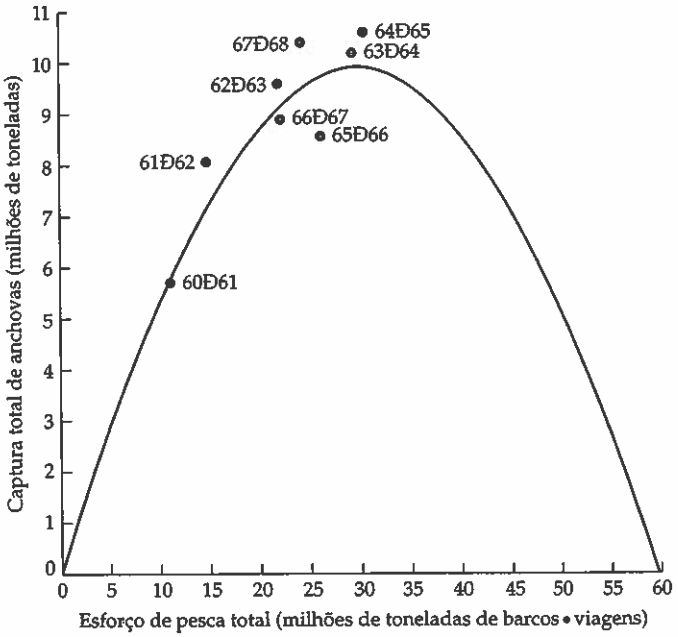


Figura 2.14 Relação entre esforço de pesca e captura total na pescaria de anchova Peruana (*Engraulis ringens*). Cada ponto representa a captura e o esforço para um determinado ano. Os dados incluem esforço de pesca por humanos e captura de peixe por aves marinhas. A parábola foi desenhada ajustando o modelo logístico a dados de Boerema & Gulland (1973). (baseado em Krebs 1985.)

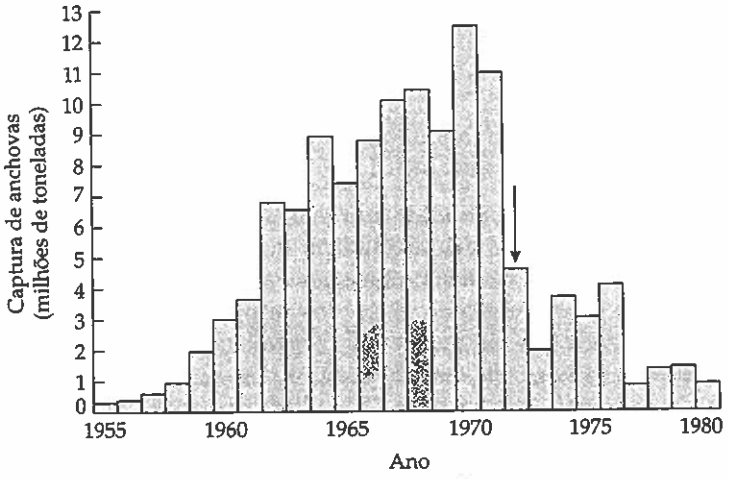


Figura 2.15 Captura total na pescaria de anchova Peruana (*Engraulis ringens*) de 1955 a 1981. Esta era o maior estoque pesqueiro do mundo até ao colapso de 1972. (Baseado em Krebs 1985; resultados não publicados de M. H. Glanz.)

Problemas

2.1 Suponha que uma população de borboletas está crescendo de acordo com a população logística. Se a capacidade de suporte é de 500 borboletas e r = 0,1 indivíduos / (indivíduo • mês), qual é a taxa de crescimento máxima possível para a população?

2.2 Para maximizar o rendimento pesqueiro, uma bióloga de pesca procura manter uma população de truta do lago em exatamente 500 indivíduos. Preveja a taxa de crescimento populacional inicial se a população for aumentada com 600 peixes *adicionais*. Assuma que o r da truta é de 0,005 indivíduos / (indivíduo • dia).

2.3 Você está estudando uma população de tartarugas com denso-dependencia. Ela apresenta as seguintes relações da taxa de natalidade b' e taxa de mortalidade d' com o tamanho da população (N):

$b' = 0{,}10 + 0{,}03N - 0{,}0005N^2$
$d' = 0{,}20 + 0{,}01N$

Represente estas duas funções no mesmo gráfico e discuta a dinâmica populacional da tartaruga. Como é que este modelo difere do modelo logístico simples com funções de natalidade e mortalidade lineares?

* 2.4 Demonstre que o declínio de uma população acima da sua capacidade de suporte é sempre mais rápido que o aumento correspondente, abaixo da capacidade de suporte. (Ajuda: Represente a população inicial acima da capacidade de suporte como $K + x$).

* 2.5 Ao derivar a equação logística, assumimos que tanto a taxa de natalidade como a de mortalidade eram denso-dependentes. Demonstre que o modelo logístico também se aplica numa situação em que a taxa de natalidade é denso-dependente e a taxa de mortalidade é independente da densidade. Aplique o raciocínio usado nas expressões 2.1 a 2.9.

* 2.6 As populações tropicais de muitos organismos são sujeitas a variações sazonais de precipitação e disponibilidade de alimentos, mesmo quando as temperaturas são relativamente constantes ao longo do ano. Suponha que um buraco de árvore cheio de água, nos trópicos, tem uma capacidade de suporte de 500 larvas de mosquito. O nível da água no buraco diminui gradualmente ao longo da estação seca, de tal forma que a capacidade de suporte varia sazonalmente entre 250 e 750 larvas. Se a população for de crescimento lento, qual será o tamanho médio da população em longo prazo? Que tipo de flutuações no tamanho populacional você esperaria encontrar? Assuma que $rc \ll 1{,}0$.

* Problema avançado

estamos modelando uma população com nascimentos e mortes contínuos. No entanto, como vamos classificar os indivíduos em classes etárias discretas, nossos cálculos representarão aproximações ao crescimento contínuo. Existe mais que uma forma de aproximar estas funções contínuas. O formato mais apropriado dependerá do período em que ocorrem os censos da população e do padrão sazonal de nascimentos e mortes.

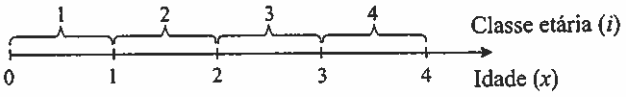


Figura 3.1 Relação entre idade (x) e classe etária (i) nos modelos de crescimento populacional. (Segundo Caswell 2001)

Usaremos a variável x, entre parênteses, para nos referirmos à **idade** de um indivíduo. Para a nossa discussão, as unidades de x serão anos. No entanto, poderíamos utilizar qualquer intervalo de tempo que fosse conveniente – a escolha deve ser baseada no tempo de vida do organismo e no tipo de censo que temos à disposição. Por convenção, dizemos que os recém-nascidos têm idade 0 (e *não* idade 1). Um indivíduo tem idade 0 quando nasce, idade 0,5 aos 6 meses, e idade 1 no seu primeiro aniversário, que é o começo do segundo ano. Usaremos a constante k para designar a última idade da tabela de vida, esta é a idade na qual todos os indivíduos já morreram. Assim, x é um número que varia de 0 até k. O número de idades na tabela de vida depende do intervalo de tempo entre censos e do tempo de vida do organismo.

Alternativamente, podemos designar a idade de um indivíduo pela sua **classe etária**. Um indivíduo na classe i está entre as idades $i - 1$ e i (Figura 3.1). Por exemplo, um indivíduo na terceira classe etária, está entre as idades 2 e 3. Pela mesma razão, um recém-nascido tem idade 0, mas está na primeira classe etária. Se as idades na população vão de 0 a k, as classes etárias vão de 1 a k. Para evitar confusões, as variáveis que designam idade vão indicar a idade entre parênteses, enquanto as variáveis que designam classe etária vão indicar a classe como um índice. Por exemplo, $f(5)$ designa indivíduos de idade 5, enquanto f_5 designa indivíduos da classe etária 5 (aqueles que têm idade entre 4 e 5).*

Existe uma diferença sutil entre idade e classe etária. Numa população em crescimento contínuo, os indivíduos de diferentes idades têm diferentes taxas de natalidade e mortalidade. No entanto, quando agrupamos os indivíduos em diferentes classes etárias, normalmente, vamos juntar na mesma classe indivíduos com idades ligeiramente diferentes. Por exemplo, a primeira classe etária pode incluir tanto os recém-nascidos como os indivíduos que estão quase cumprindo

* NA: A maioria dos manuais de ecologia designa a idade com um índice, mas eu segui a convenção matemática de utilizar os índices das matrizes de classes etárias (ver Caswell 2001).

o primeiro ano de vida. Para efeitos de modelagem, vamos tratar todos estes indivíduos como se fossem idênticos e atribuiremos um único valor de probabilidade de sobrevivência (P_i) e de coeficiente de fecundidade (F_i) para todos os indivíduos de uma classe etária.

Podemos analisar nosso modelo demográfico tanto utilizando a notação de idades como a de classes etárias. Vamos seguir a tradição dos manuais de ecologia, utilizando a notação de idades para descrever a análise de tabelas de vida. Todavia, mudaremos para a notação de classes etárias ao descrever o crescimento populacional e a análise de ciclos de vida complexos.

O PERFIL DE FECUNDIDADE [$b(x)$]

O perfil de fecundidade consiste no número médio de descendentes fêmeas produzidos por uma fêmea de determinada idade, por unidade de tempo. O perfil de fecundidade é a coluna de valores representados por $b(x)$ ou $m(x)$, abreviaturas dos termos em inglês para nascimento ou maternidade. Por exemplo, se $b(6) = 3$, uma fêmea de idade 6 dará origem, em média, a 3 descendentes fêmeas. Deste modo, o perfil $b(x)$ indica taxas de fecundidade per capita para as fêmeas.

Tabela 3.1 Exemplo de análise de uma tabela de vida.[a]

x	$S(x)$	$b(x)$	$l(x) = S(x)/S(0)$	$g(x) = l(x+1)/l(x)$	$l(x)b(x)$	$l(x)b(x)x$	*Estimativa inicial* $e^{-rx}\,l(x)b(x)$	*Estimativa corrigida* $e^{-rx}\,l(x)b(x)$
0	500	0	1,0	0,80	0,0	0,0	0,000	0,000
1	400	2	0,8	0,50	1,6	1,6	0,780	0,736
2	200	3	0,4	0,25	1,2	2,4	0,285	0,254
3	50	1	0,1	0,00	0,1	0,3	0,012	0,010
4	0	0	0,0		0,0	0,0	0,000	0,000
				$R_0 = \Sigma l(x)b(x)$	= 2,9 descendentes	Σ = 4,3	Σ = 1,077	Σ = 1,000

$G = \dfrac{\Sigma l(x)b(x)x}{\Sigma l(x)b(x)}$	= 1,483 anos
r (estimado) = $\ln(R_0)/G$	= 0,718 indivíduos / (indivíduo • ano)
Correção adicionada ao r estimado	= 0,058
r (Euler)	= 0,776 indivíduos / (indivíduo • ano)

[a] As colunas x, $S(x)$ e $b(x)$ são pré-determinadas. As demais são calculadas a partir destas.

Tecnicamente, deveríamos modelar tanto número de fêmeas como o número de machos, porque freqüentemente os dois sexos têm diferentes perfis de mortalidade. No entanto, contando apenas as fêmeas, podemos modelar o crescimento populacional razoavelmente bem.

Os valores do perfis de fecundidade são números reais não-negativos. Um valor de 0 no perfil de fecundidade significa que os indivíduos da idade indicada não se reproduzem. O perfil de fecundidade dá a reprodução *média* por fêmea de uma determinada idade, por isso estes valores não têm de ser inteiros e podem até ser menores que 1,0 para idades com muito pouca reprodução.

A Tabela 3.1 apresenta uma tabela de vida hipotética para um organismo que sobrevive até ao final do quarto ano de vida. As idades vão de 0 a 4, e as classes etárias vão de 1 a 4. Utilizaremos os dados da Tabela 3.1 para ilustrar todos os cálculos necessários para uma análise típica de tabela de vida. Se você olhar a coluna $b(x)$ verá que os recém-nascidos não se reproduzem. Organismos com um ano de idade produzem em média 2 descendentes, os de dois anos produzem 3 descendentes e os de três anos produzem 1.

PERFIS DE FECUNDIDADE NA NATUREZA

Que tipo de perfis de fecundidade encontramos na natureza? Na ecologia animal existe a distinção entre reprodução **semelpara** e **iteropara**. A ecologia vegetal tem os termos equivalentes **monocarpia** e **policarpia**. Na reprodução **semelpara** (monocárpica), ou de "*big bang*", um organismo se reproduz apenas uma vez na vida. Este é o caso do salmão-do-atlântico e de muitas plantas angiospermas de regiões desérticas. O perfil de fecundidade para um organismo semelparo tem zeros em todas as idades exceto na única idade reprodutiva. Na reprodução iteropara (policárpica) um indivíduo se reproduz repetidamente ao longo da vida. Isto acontece com vários organismos de vida longa como as tartarugas marinhas e os carvalhos. Os perfis de fecundidade dos organismos iteroparos sempre têm valores diferentes de zero para duas ou mais idades.

Na ecologia de plantas existem os termos **anual** e **perene**, para designar as plantas que completam o seu ciclo de vida numa só estação e as que vivem durante mais do que uma estação. Embora existam muitas exceções, a maioria das plantas anuais são semelparas e a maioria das perenes são iteroparas. Vamos protelar nossa discussão do significado evolutivo destas estratégias reprodutivas. Por enquanto, usaremos um perfil de fecundidade pré-determinado para servir de base ao cálculo da taxa intrínseca de crescimento de uma população.

O PERFIL DE SOBREVIVÊNCIA [$l(x)$]

A fecundidade é só metade da história. O crescimento da população também depende das taxas de mortalidade em diferentes idades. Pode acontecer que cada indivíduo de uma determinada idade produza dúzias de descendentes, mas se

muito poucos indivíduos sobreviverem até essa idade, o efeito dessa reprodução no crescimento populacional vai ser desprezível.

Como podemos obter o perfil de sobrevivência de uma população? Imagine que temos uma coorte de indivíduos que nasceram todos ao mesmo tempo. Vamos seguir essa coorte desde o nascimento até a morte do último indivíduo. À medida que o tempo passa, vamos registrando o número de indivíduos que sobrevivem até ao início de cada novo ano. Estes dados podem ser representados numa coluna de números, $S(x)$, que designa a **sobrevivência da coorte**. A Tabela 3.1 mostra alguns dados de coorte referentes à nossa tabela de vida hipotética. Começamos com 500 indivíduos no momento do nascimento e quando chegamos ao início do quinto ano, todos os indivíduos morreram.

Os dados brutos da coluna $S(x)$ precisam ser convertidos em um **perfil de sobrevivência**, chamado de $l(x)$, onde o l designa *life table*, o termo em inglês para "tabela de vida". A quantia $l(x)$ é definida como a proporção da coorte que sobrevive até atingir a idade x. Da mesma forma, podemos considerar $l(x)$ em termos da sobrevivência de um indivíduo. $l(x)$ é a *probabilidade* de um indivíduo sobreviver desde o nascimento até à idade x. Para calcular $l(x)$, divida o número de sobreviventes na idade x, $[S(x)]$, pelo tamanho original da coorte $[S(0)]$:

$$l(x) = \frac{S(x)}{S(0)} \qquad \text{Equação 3.1}$$

O primeiro elemento da coluna $l(x)$ é $l(0)$. Ele representa a sobrevivência da coorte ao nascimento. Por definição, todos os indivíduos da coorte "sobrevivem" até o início, daí o valor de $l(0)$ ser sempre 1,0 $[l(0) = S(0)/S(0) = 1{,}0]$. O último elemento da coluna $l(x)$ é $l(k)$. Ele diz respeito à primeira idade que nenhum dos indivíduos da coorte atinge: $l(k)$ é sempre igual a 0,0 $[l(k) = 0{,}0/S(0) = 0{,}0]$. Entre estes extremos, $l(x)$ diminui à medida que os indivíduos da coorte envelhecem e morrem. Assim, a coluna $l(x)$ é um conjunto de números reais decrescentes de 1,0 até 0,0.

Na Tabela 3.1, o tamanho original da coorte era de 500 indivíduos, por isto vamos calcular $l(x)$ dividindo cada observação por 500. Repare que 80% da coorte inicial sobrevive até à idade 1 $[l(1) = 0{,}80]$, mas apenas 10% atingem a idade 3 $[l(3) = 0{,}10]$. Estes 10% acabam por morrer entre as idades 3 e 4, de maneira que $l(4) = 0{,}0$; nenhum dos indivíduos atinge a idade 4. Quando você calcular $l(x)$ com base em dados brutos de sobrevivência, tenha o cuidado de dividir todos os elementos pelo tamanho original da coorte $[S(0)]$. Não cometa o engano freqüente de dividir $S(x)$ por outros valores na tabela de vida. Na próxima seção, vamos calcular probabilidades de sobrevivência específicas para cada idade, caso em que usaremos valores consecutivos de $S(x)$. No cálculo de $l(x)$, todavia, divida sempre por $S(0)$.

PROBABILIDADE DE SOBREVIVÊNCIA [$g(x)$]

O perfil de sobrevivência $l(x)$ dá a probabilidade de sobrevivência desde o nascimento até à idade x. Para comparar a sobrevivência de diferentes idades diretamente, precisamos obter a probabilidade de sobrevivência da idade x até à idade $x + 1$, *dado que* o indivíduo já sobreviveu até à idade x. A **probabilidade de sobrevivência** $g(x)$ é a probabilidade de um indivíduo de idade x sobreviver até à idade $x + 1$:

$$g(x) = \frac{l(x+1)}{l(x)} \qquad \text{Equação 3.2}$$

Pela Tabela 3.1, por exemplo, a probabilidade de um recém-nascido sobreviver ao seu primeiro ano e atingir a idade 1 é $g(0) = 0{,}8 / 1{,}0 = 0{,}8$. Então, a chance de um recém-nascido ainda estar vivo na idade 1 é de 80%. Se pensarmos em termos de análise de coortes, 80% dos recém-nascidos chegarão até à idade 1. Em contraste, a probabilidade de sobrevivência entre as idades 1 e 2 [$g(1)$] é $(0{,}4 / 0{,}8) = 0{,}5$. Embora o perfil $l(x)$ nunca aumente com a idade, o perfil $g(x)$ pode aumentar ou diminuir. Como veremos na próxima seção, a forma como a probabilidade de sobrevivência varia com a idade é um importante componente da história de vida dos organismos.

PERFIS DE SOBREVIVÊNCIA NA NATUREZA

Que tipos de perfis de sobrevivência podem ser observados na natureza? Existem três padrões básicos. Podemos representá-los em um gráfico com o logaritmo de $l(x)$ no eixo dos y e com a idade no eixo dos x. Juntando os pontos deste gráfico formamos uma curva de sobrevivência. A inclinação desta curva é $\ln[g(x)]$, em qualquer ponto do gráfico. Deste modo, se a curva de sobrevivência for uma linha reta, a probabilidade de sobrevivência será constante para todas as idades.

A Figura 3.2 ilustra os três tipos de curvas. A **curva de sobrevivência tipo I** tem alta sobrevivência para as idades jovens e intermédias, seguida de uma diminuição brusca da sobrevivência quando os indivíduos se aproximam do tempo de vida máximo. Este é o caso dos humanos e de outros mamíferos que investem substancialmente em cuidados parentais, assegurando alta sobrevivência para as classes etárias jovens.

O padrão oposto, e mais comum, é a **curva de sobrevivência tipo III**. Neste caso, a sobrevivência é muito baixa para as classes etárias jovens, mas muito mais alta para os indivíduos mais velhos. Isto se aplica, por exemplo, a insetos, invertebrados marinhos e plantas angiospermas. Estes organismos podem produzir centenas ou milhares de ovos, larvas ou sementes, a maioria dos quais acaba por morrer. No entanto, o pequeno número de indivíduos que consegue passar por este estádio vulnerável atinge uma sobrevivência relativamente mais alta nos anos posteriores.

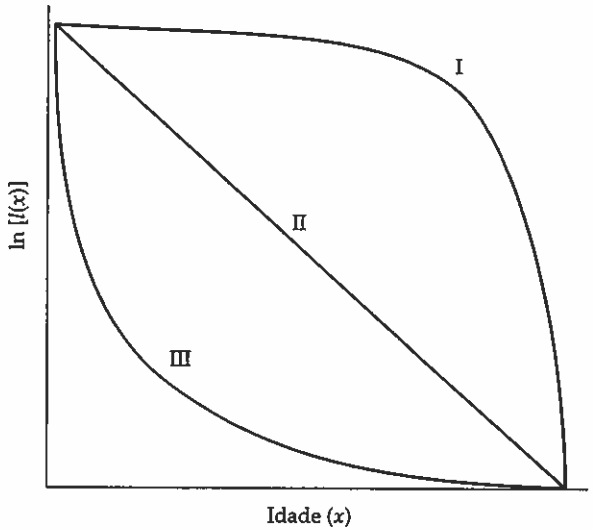


Figura 3.2 Curvas de sobrevivência tipo I, II e III. Note a transformação logarítmica no eixo dos *y*.

Finalmente, a **curva de sobrevivência tipo II** é um meio termo entre os outros dois tipos. Sendo representado por uma linha reta num gráfico logarítmico, o perfil de sobrevivência tipo II apresenta mortalidade constante ao longo da vida. Poucos organismos têm uma verdadeira curva do tipo II, porque é difícil que a probabilidade de morrer se mantenha constante à medida que o indivíduo envelhece. Algumas aves têm uma curva deste tipo durante a maior parte da vida, mas nos estádios mais vulneráveis de ovo e ninhego, a curva de mortalidade fica um pouco mais acentuada.

Os perfis $l(x)$ e $b(x)$ estão na base de todos os nossos cálculos de tabela de vida. Lembre-se sempre de que estes perfis provêm de dados independentes sobre a mortalidade e a natalidade. O perfil $l(x)$ resulta do acompanhamento da sobrevivência numa coorte de indivíduos. Ele nos informa apenas sobre a chance dos indivíduos sobreviverem até uma certa idade – não dá nenhuma informação sobre a reprodução. O perfil $b(x)$, em contrapartida, nos dá a taxa de natalidade per capita para fêmeas de diferentes idades – ele não dá nenhuma informação sobre quantas fêmeas realmente sobrevivem até cada uma das idades. Sabendo os perfis $l(x)$ e $b(x)$, podemos calcular a taxa intrínseca de crescimento, como veremos na próxima seção. Ao trabalhar com os perfis $l(x)$ e $b(x)$, tome muito cuidado com a notação. Lembre-se de que a coluna $l(x)$ dá a sobrevivência *até* à idade x, enquanto o perfil $b(x)$ dá a taxa de natalidade per capita das fêmeas *com* idade x.

CALCULANDO A TAXA LÍQUIDA DE REPRODUÇÃO (R_0)

Para obter o r a partir dos perfis $l(x)$ e $b(x)$, precisamos calcular primeiro outros dois números, a taxa líquida de reprodução (R_0) e o tempo de geração (G). Estes números são parte de uma receita para estimar o r, mas para além disso, eles fornecem informação relevante acerca da população com estrutura etária. A **taxa líquida de reprodução**, R_0, é definida como o número médio de fêmeas produzidas por cada fêmea ao longo de toda a sua vida. Para calcular o R_0, multiplique cada valor de $l(x)$ pelo valor correspondente de $b(x)$ e some estes produtos para todas as idades:

$$R_0 = \sum_{x=0}^{k} l(x)b(x) \qquad \text{Equação 3.3}$$

O R_0 é expresso em número de descendentes. A taxa líquida de reprodução representa o potencial reprodutivo de uma fêmea durante toda a sua vida, ajustado pelo perfis de sobrevivência. Suponha que não existe mortalidade na população, até as fêmeas atingirem a idade máxima. Isto implicaria em $l(x) = 1{,}0$ para todas as idades exceto a última. Neste caso, a Equação 3.3 se limitaria a adicionar a produção de descendentes ao longo da vida – dando a taxa reprodutiva bruta. No entanto, na maioria das populações, a mortalidade em cada classe etária reduz a contribuição potencial de descendentes para a próxima geração. Assim, a taxa líquida de reprodução é a produção de descendentes descontada pela mortalidade. Para os perfis de fecundidade e sobrevivência da Tabela 3.1, $R_0 = 2{,}9$ descendentes.

Se R_0 é maior que 1,0, haverá um ganho líquido de indivíduos em cada geração e a população crescerá exponencialmente. Se R_0 é menor que 1,0, a mortalidade será tão alta que a população não conseguirá se substituir no tempo e acabará diminuindo até a extinção. Finalmente, se $R_0 = 1{,}0$, a produção de descendentes em cada geração será compensada exatamente pela mortalidade, e o tamanho da população não mudará.

Esta descrição do R_0 é muito similar à descrição do λ, a taxa de incremento finita, no modelo de crescimento exponencial (ver Capítulo 1). Na verdade, você poderia pensar que $r = \ln(R_0)$, porque nas populações sem estrutura etária $r = \ln(\lambda)$. No entanto, λ mede a taxa de crescimento em função do *tempo absoluto*, enquanto R_0 mede o crescimento em função do *tempo de geração*. Por isto, para calcular o r, precisamos ajustar R_0 à escala do tempo de geração.

CALCULANDO O TEMPO DE GERAÇÃO (G)

Em populações com crescimento contínuo, o **tempo de geração** é um conceito escorregadio. Imagine que seguimos uma coorte a partir do nascimento e registramos todos os descendentes que ela produziu. Uma definição do tempo de ge-

ração é a média das idades dos progenitores de todos os descendentes produzidos por uma coorte (Caughley 1977). Isto se calcula como:

$$G = \frac{\sum_{x=0}^{k} l(x)b(x)x}{\sum_{x=0}^{k} l(x)b(x)} \qquad \text{Equação 3.4}$$

As unidades de $l(x)$ e $b(x)$ no numerador e no denominador se cancelam, resultando numa resposta em unidades de tempo (x). Na Equação 3.4, o numerador será sempre maior que o denominador, exceto se os recém-nascidos tiverem uma fecundidade alta ($b(0) \gg 0$). Conseqüentemente, em condições normais, as populações com estrutura etária terão um tempo de geração maior que 1,0. Para os dados da Tabela 3.1, G = 1,483 anos.

CALCULANDO A TAXA INTRÍNSECA DE CRESCIMENTO (r)

Podemos usar a equação do crescimento exponencial para obter r em termos de R_0 e G (Mertz 1970). Imagine uma população crescendo exponencialmente por um tempo G:

$$N_G = N_0 e^{rG} \qquad \text{Expressão 3.1}$$

Dividindo ambos os lados por N_0 obtemos:

$$\frac{N_G}{N_0} = e^{rG} \qquad \text{Expressão 3.2}$$

O quociente do lado esquerdo da expressão é uma aproximação da taxa líquida de reprodução, R_0:

$$R_0 \approx e^{rG} \qquad \text{Expressão 3.4}$$

Rearranjando a Expressão 3.4, temos uma aproximação de r:

$$r \approx \frac{\ln(R_0)}{G} \qquad \text{Equação 3.5}$$

Assim, a taxa de crescimento populacional é mais lenta para organismos com tempos de geração mais longos. Ainda com base nos dados da Tabela 3.1, a estimativa de r é de 0,718 indivíduos / (indivíduo • ano).

O resultado da Equação 3.5 é só uma aproximação, embora costume ficar a 10% do valor certo (Stearns 1992). Para obter uma solução exata para o r, você precisa resolver esta equação:

$$1 = \sum_{x=0}^{k} e^{-rx} l(x) b(x) \qquad \text{Equação 3.6}$$

A Equação 3.6 é uma adaptação da **equação de Euler** (pronuncia-se "oiler"), batizada em honra ao matemático Suíço Leonhard Euler (1707-1783), que a desenvolveu nas suas análises de demografia humana. Mais adiante neste capítulo, mostraremos a derivação da equação de Euler. Por enquanto, vamos apenas usar a Equação 3.6 como uma fórmula para determinar o valor de r com exatidão.

Como conhecemos os perfis $l(x)$ e $b(x)$, a única incógnita da Equação 3.6 é o r. Infelizmente, não há maneira de resolver esta equação, a não ser inserindo diferentes valores de r e ajustando a estimativa para cima ou para baixo, até que o lado direito da equação fique igual a 1. A estimativa de r pela Equação 3.5 é um bom ponto de partida. Com os dados da Tabela 3.1, ao substituir $r = 0{,}718$ na Equação 3.6, obtemos uma soma de 1,077. Este resultado indica que a nossa estimativa inicial de r era muito baixa. Como estamos somando com um expoente negativo de r, um valor de r mais alto resultará numa soma menor. Tentando outros valores, concluímos que um r de 0,776 fica suficientemente próximo da solução da equação de Euler.

DESCREVENDO A ESTRUTURA ETÁRIA DA POPULAÇÃO

Depois de calcular o r com base nos perfis de fecundidade e sobrevivência, podemos fazer previsões do tamanho populacional utilizando qualquer uma das equações de crescimento exponencial do Capítulo 1. Mas também estamos interessados em conhecer o número de indivíduos em cada classe etária da população. Para isso precisamos mudar a nossa notação de idades para classes etárias.

Vamos usar $n_i(t)$ para indicar o número de indivíduos na classe etária i no tempo t. Por exemplo, se $n_1(3) = 50$, no terceiro intervalo de tempo existem 50 indivíduos na primeira classe etária. Como existem k classes etárias na população, a estrutura etária no tempo t será expressa por um vetor de abundâncias. Designaremos este vetor com um **n** minúsculo, negrito:

$$\mathbf{n}(t) = \begin{pmatrix} n_1(t) \\ n_2(t) \\ \vdots \\ n_k(t) \end{pmatrix} \qquad \text{Expressão 3.5}$$

Por exemplo, após cinco anos de crescimento, o vetor da população na Tabela 3.1 poderia ser:

$$\mathbf{n}(5) = \begin{pmatrix} 600 \\ 270 \\ 100 \\ 50 \end{pmatrix} \qquad \text{Expressão 3.6}$$

Neste caso, existiriam 600 indivíduos na primeira classe etária, mas apenas 50 na classe etária terminal (classe 4). Usando a informação dos perfis de mortalidade e fertilidade, podemos prever como a estrutura etária da população muda de [**n**(t)] para [**n**(t+1)], dois períodos de tempo consecutivos.

A descrição da população em termos de estrutura etária nos obriga a mudar nosso raciocínio de idades para classes etárias. Primeiro, precisamos obter **probabilidades de sobrevivência** P_i para cada classe etária. Estas probabilidades representam a chance de um indivíduo na classe i sobreviver até à classe $i + 1$. Em seguida, precisamos calcular **fertilidades** F_i para cada classe etária. Estas fertilidades representam o número médio de descendentes produzidos por um indivíduo na classe i. Claramente, as fertilidades e probabilidades de sobrevivência para os indivíduos de diferentes classes etárias se relacionam com os perfis $b(x)$ e $l(x)$ para indivíduos de diferentes idades.

No entanto, a conversão destes valores é complicada; ela depende dos momentos em que ocorrem os nascimentos e as mortes dentro da classe etária (Caswell 2001). Neste livro, vamos assumir um simples **modelo de nascimentos em pulso**, onde os indivíduos produzem todos os seus descendentes no dia em que entram numa nova classe etária. Vamos também assumir um **censo pós-reprodutivo**, em que os indivíduos são contados a cada ano, logo após a reprodução.

Estes pressupostos simplificam bastante os cálculos de P_i e F_i. Um **modelo de nascimentos em fluxo**, onde os indivíduos se reproduzem continuamente ao longo da sua passagem pela classe etária, exigiria cálculos mais complicados. Recorde sempre que as estimativas do crescimento populacional dependem de como você organiza o seu modelo de classes etárias. Também pode acontecer que a estimativa do crescimento populacional não corresponda exatamente ao valor obtido pela equação de Euler. Assim que tivermos as fertilidades e probabilidades de sobrevivência para cada classe etária, vamos utilizá-las para calcular como a estrutura populacional muda ao longo do tempo.

CALCULANDO PROBABILIDADES DE SOBREVIVÊNCIA PARA CLASSES ETÁRIAS (P_i)

Para um modelo de nascimentos em pulso com um censo pós-reprodutivo, a probabilidade de um indivíduo da classe i sobreviver até à classe $i + 1$ é:

$$P_i = \frac{l(i)}{l(i+1)} \qquad \text{Equação 3.7}$$

Esta equação lembra o cálculo das probabilidades de sobrevivência por idade $g(x)$ (Equação 3.2), no entanto, note a mudança de notação ao passar para um modelo de classes etárias. Usando a Equação 3.7 é fácil calcular a mudança do número de indivíduos numa determinada classe etária entre dois períodos consecutivos:

$$n_{i+1}(t+1) = P_i n_i(t) \qquad \text{Equação 3.8}$$

A Equação 3.8 diz que o número de indivíduos numa determinada classe etária no próximo intervalo de tempo $[n_{i+1}(t+1)]$ é igual ao número de indivíduos presentemente na classe etária *anterior* $[n_i(t)]$ multiplicado pela probabilidade de sobrevivência dessa classe etária (P_i). Assim, a probabilidade de sobrevivência controla a taxa a que os indivíduos se "graduam" de cada classe etária para a classe etária subseqüente.

CALCULANDO FERTILIDADES PARA CLASSES ETÁRIAS (F_i)

A Equação 3.8 funciona para todas as classes etárias exceto a primeira. O número de indivíduos na primeira classe etária depende da reprodução em todas as classes etárias. Nós definimos a fertilidade da classe etária i como:

$$F_i = b(i)P_i \qquad \text{Equação 3.9}$$

A Equação 3.9 diz que a fertilidade de uma classe etária é igual ao número de descendentes produzidos, descontada pela probabilidade de sobrevivência dos indivíduos dessa classe. O desconto é importante, porque, só sobrevivendo através da classe etária é que os indivíduos podem se reproduzir e seus descendentes podem ser contados.

Uma vez conhecendo F_i para cada classe etária, multiplicamos estas fertilidades pelo número de indivíduos em cada classe. Em seguida, somamos estes produtos para todas as classes etárias e calculamos o número de novos descendentes:

$$n_1(t+1) = \sum_{i=1}^{k} F_i n_i(t) \qquad \text{Equação 3.10}$$

Tendo derivado os coeficientes de fertilidade e sobrevivência para cada classe etária a partir dos perfis $l(x)$ e $b(x)$, podemos calcular o número de indivíduos em cada classe etária num determinado intervalo de tempo. Para uma população com quatro classes etárias, teríamos:

$$
\begin{aligned}
n_1(t+1) &= F_1 n_1(t) + F_2 n_2(t) + F_3 n_3(t) + F_4 n_4(t) \\
n_2(t+1) &= P_1 n_1(t) \\
n_3(t+1) &= P_2 n_2(t) \\
n_4(t+1) &= P_3 n_3(t)
\end{aligned}
\qquad \text{Expressão 3.7}
$$

Na próxima seção vamos expressar estas alterações sob a forma de uma matriz.

A MATRIZ DE LESLIE

Podemos representar o crescimento de uma população com estrutura etária através de uma matriz. A **matriz de Leslie**, assim chamada em homenagem ao biólogo de populações Patrick H. Leslie, descreve as alterações do tamanho de uma população devidas à mortalidade e à reprodução (Leslie 1945). Se tivermos k classes etárias, a matriz de Leslie será uma matriz quadrada de dimensões $k \times k$. Ela sempre toma a seguinte forma:

$$
\mathbf{A} = \begin{bmatrix} F_1 & F_2 & F_3 & F_4 \\ P_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & 0 \end{bmatrix}
\qquad \text{Expressão 3.8}
$$

As colunas da matriz de Leslie representam a idade no tempo t e as linhas representam a idade no tempo $t + 1$. Cada elemento da matriz indica uma transição, ou uma mudança, no número de indivíduos de uma classe para a outra. Na matriz de Leslie, as fertilidades estão sempre na primeira linha; elas representam os recém-nascidos contribuídos pela reprodução em cada classe etária. As probabilidades de sobrevivência estão sempre na subdiagonal. Elas representam transições de uma classe etária para a próxima. Todos os outros elementos da matriz de Leslie são zero porque não existem outras transições possíveis. Os indivíduos não podem permanecer na mesma classe etária de um ano para o outro, por isso os elementos da diagonal são iguais a zero. Da mesma forma, os indivíduos não podem pular nem regredir de classe etária, por isso os restantes elementos da matriz são zero.

O motivo para usar o formato matricial é que agora podemos descrever o crescimento populacional como uma simples multiplicação de matrizes:

$$
\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{A}\mathbf{n}(t)
\qquad \text{Equação 3.11}
$$

Em outras palavras, o vetor da população no próximo intervalo de tempo [n(t+1)] é igual à matriz de Leslie (A) multiplicada pelo vetor da população presente [n(t)]. Empregamos as regras da álgebra de matrizes para calcular as mudanças de abundância de cada classe etária – de forma equivalente aos cálculos da Expressão 3.7. Para quem já estudou álgebra de matrizes, λ é o valor próprio da matriz de Leslie. Agora que convertemos a tabela de vida baseada em idades para uma matriz de Leslie baseada em classes etárias, temos tudo o que é necessário para ver como a estrutura etária muda com o crescimento populacional.

Tabela 3.2 Cálculo das fertilidades e probabilidades de sobrevivência por idade para a matriz de Leslie. Dados da Tabela 3.1. Repare como a primeira coluna da tabela fica em branco para P_i e F_i, porque a contagem das classes etárias começa em 1 e não em 0.

x	i	$l(x)$	$b(x)$	$P_i = l(i)/l(i-1)$	$F_i = b(i)P(i)$
0	1	1,0	0	0,80	1,60
1	2	0,8	2	0,50	1,50
2	3	0,4	3	0,25	0,25
3	4	0,1	2	0,00	0,00
4		0	0		

A matriz de Leslie resultante é:

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} 1{,}6 & 1{,}5 & 0{,}25 & 0 \\ 0{,}8 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0{,}5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0{,}25 & 0 \end{bmatrix}$$

DISTRIBUIÇÕES ETÁRIAS ESTÁVEIS E ESTACIONÁRIAS

A Tabela 3.2 converte os dados de tabela de vida na Tabela 3.1 em uma matriz de Leslie. Vamos usar esta matriz de Leslie para comparar o crescimento de duas populações hipotéticas. Uma delas tem 50 indivíduos em cada classe etária, a outra tem 200 recém-nascidos, mas nenhum indivíduo em nenhuma das outras classes. A Figura 3.3 mostra o número de indivíduos em cada classe etária ao longo do tempo. Pode ver que, inicialmente, os gráficos das duas populações têm uma aparência bem diferente, mostrando como as diferentes classes etárias mudam nas fases iniciais do crescimento. Em particular, você pode ver como a

população de 200 recém-nascidos é dominada por essa única classe etária, que virá a passar pelas classes etárias mais velhas como uma coorte. No entanto, passados uns 6 intervalos de tempo, as populações convergem na mesma estrutura etária – ambas têm o mesmo número relativo de indivíduos em cada classe, com os recém-nascidos sendo os mais comuns e os indivíduos mais velhos sendo os mais raros. Estas proporções se mantém enquanto o número de indivíduos em todas as classes aumenta exponencialmente.

Estes gráficos ilustram uma propriedade importante das populações com estrutura etária. Para a maioria das tabelas de vida, se uma população está crescendo com taxas de natalidade e mortalidade constantes, ela convergirá rapidamente

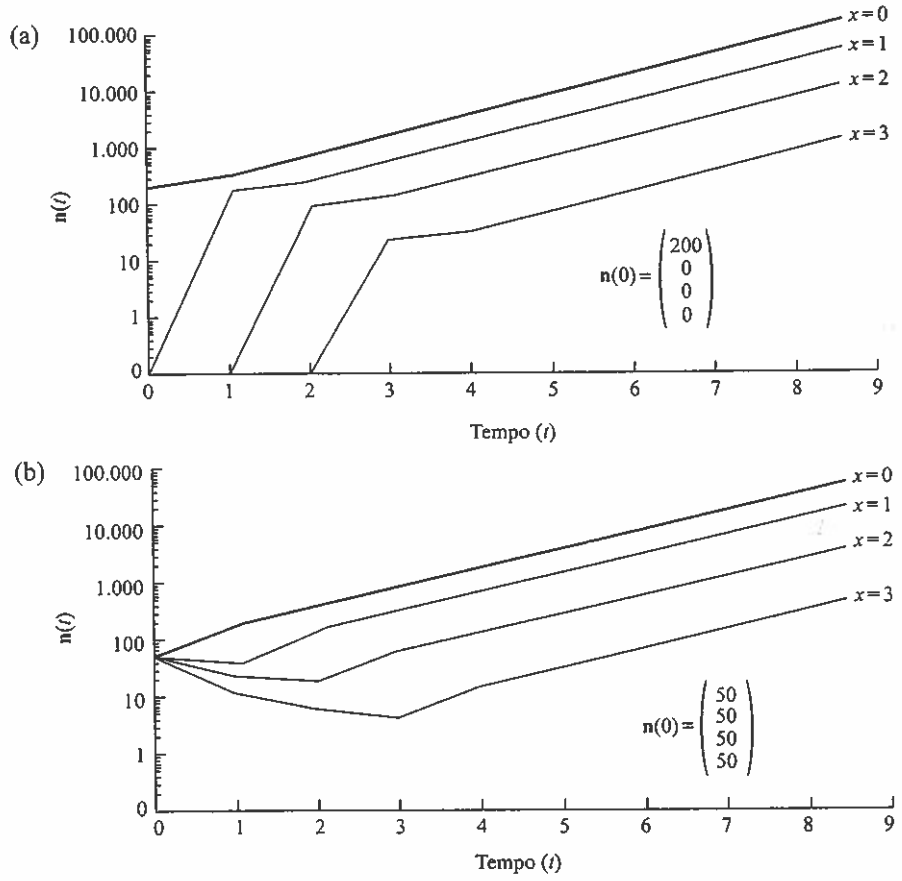


Figura 3.3 Distribuições etárias estáveis, mostrando os efeitos da estrutura etária inicial sobre o crescimento populacional. Cada linha representa uma classe etária diferente, crescendo de acordo com os perfis de fertilidade e sobrevivência da Tabela 3.1. Em (a), a distribuição etária inicial era de 200 recém-nascidos. Em (b), a distribuição era de 50 indivíduos em cada classe etária. Após algumas flutuações iniciais, as duas populações convergiram para a mesma distribuição etária estável. Na escala logarítmica, a linha reta para cada classe etária indica crescimento exponencial.

para uma **distribuição etária estável**, independentemente da sua estrutura etária inicial. Na distribuição etária estável, os números *relativos* de indivíduos em cada classe etária permanecem constantes. Repare que os números *absolutos* aumentarão exponencialmente, como mostram as curvas de crescimento populacional lineares na escala logarítmica da Figura 3.3. A **distribuição etária estacionária** é um caso particular da distribuição etária estável. Numa distribuição etária estacionária $r = 0$, por isso tanto os números relativos como os números absolutos em cada classe etária permanecerão constantes.

Quais são as proporções relativas nas diferentes idades uma vez que se atinge a distribuição etária estável? A proporção da população representada por cada idade é apenas o número nessa idade dividido pelo tamanho total da população. Este quociente é (Mertz 1970):

$$c(x) = \frac{e^{-rx} l(x)}{\sum_{x=0}^{k} e^{-rx} l(x)} \qquad \text{Equação 3.12}$$

Uma vez calculado o r a partir dos perfis $l(x)$ e $b(x)$, podemos usar a Equação 3.12 para determinar a estrutura etária estável. Os cálculos estão ilustrados na Tabela 3.3. Numa distribuição etária estável, os recém-nascidos são a idade mais comum, e a idade mais velha é a mais rara. Na maioria dos casos, quanto maior é o r, maior é a proporção da população representada por recém-nascidos e indivíduos jovens. Para a solução de álgebra de matrizes, a distribuição etária estável é o vetor próprio à direita da Matriz de Leslie.

Os cálculos de crescimento populacional baseados na matriz de Leslie também podem ser usados para confirmar o cálculo de r. A Tabela 3.4 mostra alguns dados crus de estrutura etária e tamanho da população da Figura 3.3a. Para quaisquer dois intervalos de tempo consecutivos, a razão do tamanho populacional presente pelo tamanho populacional anterior é uma medida de λ, a taxa de incremento finita. A última coluna da Tabela 3.4 dá o logaritmo natural desta razão, que é o r.

Tabela 3.3 Cálculo da distribuição etária estável e da distribuição do valor reprodutivo.[a]

			Distribuição etária estável		*Distribuição do valor reprodutivo*			
x	$l(x)$	$b(x)$	$l(x)e^{rx}$	$c(x)$	$e^{rx}/l(x)$	$e^{rx}/l(y)b(y)$	$\bullet\ e^{rx}l(y)b(y)$	$v(x)$
0	1,0	0	1,000	0,684	1,000	0,000	1,000	1,000
1	0,8	2	0,368	0,252	2,716	0,736	1,000	0,717
2	0,4	3	0,085	0,058	11,802	0,254	0,264	0,118
3	0,1	1	0,010	0,007	102,574	0,010	0,010	0,000
			$\bullet = 1{,}463$					

[a]Estes cálculos usam $r = 0{,}776$, baseado na solução da equação de Euler, na Tabela 3.1.

Tabela 3.4 Estimando r a partir da matriz de Leslie.[a]

Tempo (t)	$n_1(t)$	$n_2(t)$	$n_3(t)$	$n_4(t)$	$n_{total}(t)$	$\lambda = \frac{n_{total}(t)}{n_{total}(t-1)}$	$r = ln(\lambda)$
0	200	0	0	0	200		
1	320	160	0	0	480	2,4	0,875
2	752	256	80	0	1088	2,267	0,818
.						.	.
.						.	.
.						.	.
6	16.549	6091	1402	161	24,203	2,173	0,776
7	35.965	13,239	3045	351	52,600	2,173	0,776
8	78.165	28,772	6620	761	114,318	2,173	0,776
.						.	.
.						.	.
.						.	.

[a] Os dados provêm de diferentes intervalos de tempo na Figura 3.3a. As frações referentes a n nas diferentes classes etárias foram arredondadas para o número inteiro mais próximo.

Depois de 6 ou 7 intervalos de tempo, o modelo atinge a distribuição etária estável e a estimativa de r é 0,776, que coincide com o valor calculado pela equação de Euler na Tabela 3.1.

Pressupostos do Modelo

Apesar dos cálculos extensos, o modelo que aqui apresentamos partilha os pressupostos básicos do modelo de crescimento exponencial simples que derivamos no Capítulo 1. Em outras palavras, assumimos uma população fechada, a ausência de estrutura genética, e a ausência de retardos. No modelo exponencial simples, assumimos que b e d eram constantes – eles não variavam com o tempo ou com a densidade populacional. No modelo com estrutura etária, assumimos que os perfis $l(x)$ e $b(x)$ são constantes. Tal como antes, se cada classe tem taxas de natalidade e mortalidade constantes independentemente do tamanho da população, então, os recursos têm de ser ilimitados.

Adicionalmente, se usarmos o valor de r da equação de Euler para prever o crescimento populacional, teremos também de assumir que a população atingiu a distribuição etária estável. Um último ponto é que descrevemos o perfil $l(x)$ com base numa análise de coorte, onde seguimos o destino de uma coorte ao longo do tempo. Esta **tabela de vida horizontal**, ou **de coorte** é o método mais simples para obter um perfil $l(x)$, mas ela assume que as taxas de mortalidade permanecem constantes durante o tempo em que a coorte é seguida. Um mé-

todo mais confiável é o de medir diretamente as taxas de mortalidade a curto prazo em cada classe etária. Finalmente, podemos fazer um corte transversal da população num dado momento no tempo e estimar as taxas de mortalidade a partir dos tamanhos relativos das classes etárias consecutivas. Esta **tabela de vida vertical**, ou **estática** é bem menos confiável que a horizontal e assume que a população já atingiu uma distribuição etária estacionária. As taxas de mortalidade e natalidade podem ser extremamente difíceis de medir no campo. Com freqüência, temos de recorrer a uma variedade de métodos para juntar os dados necessários para uma tabela de vida.

Variações do Modelo

DERIVAÇÃO DA EQUAÇÃO DE EULER

A equação de Euler está na base da demografia da estrutura etária, por isso é importante entender como ela é derivada. O essencial na equação de Euler é reconhecer a relação entre o número de nascimentos no presente e o número de nascimentos num determinado momento do passado (Roughgarden 1979). O número de nascimentos no presente, $B(t)$, é simplesmente a soma do número de nascimentos de progenitores de todas as idades:

$$B(t) = \sum_{x=0}^{k} (\text{nascimentos de progenitores de idade } x) \qquad \text{Expressão 3.9}$$

Se permitirmos que os intervalos entre idades sejam infinitamente pequenos, podemos expressar a mesma quantidade através de um integral:

$$B(t) = \int_0^k (\text{nascimentos de progenitores de idade } x)dx \qquad \text{Expressão 3.10}$$

O número de nascimentos de progenitores de idade x é o produto do número de indivíduos nascidos no tempo $t - x$, pelos descendentes que eles produzem $[b(x)]$ e pela sua probabilidade de sobreviver até à idade x $[l(x)]$:

$$B(t) = \int_0^k B(t-x)l(x)b(x)dx \qquad \text{Expressão 3.11}$$

Recorde que o número de nascimentos vem de uma população que está aumentando exponencialmente. Tomando C como um tamanho inicial arbitrário da população, temos:

$$B(t) = Ce^{rt} \qquad \text{Expressão 3.12}$$

Substituindo isto na Expressão 3.11, obtemos:

$$Ce^{rt} = \int_0^k Ce^{r(t-x)} l(x)b(x)dx \qquad \text{Expressão 3.13}$$

Finalmente, se dividirmos ambos os lados da Expressão 3.13 por Ce^{rt}, temos a equação de Euler:

$$1 = \int_0^k e^{-rx} l(x)b(x)dx \qquad \text{Equação 3.13}$$

Como vimos anteriormente, a equação equivalente em tempo discreto é:

$$1 = \sum_{x=0}^{k} e^{-rx} l(x)b(x) \qquad \text{Equação 3.14}$$

VALOR REPRODUTIVO

Tendo a equação de Euler, podemos utilizar a tabela de vida para calcular outra estatística útil – o **valor reprodutivo** de cada idade (Fisher 1930). O valor reprodutivo é o número relativo de descendentes que virá a ser produzido por indivíduos de uma certa idade. Você poderia pensar que um indivíduo recém-nascido teria o valor reprodutivo máximo porque ele ainda não produziu nenhum descendente. No entanto, o seu valor reprodutivo é descontado pelo fato de ele poder morrer antes de atingir o tempo de vida máximo e assim, não produzir todos os potenciais descendentes. Digamos que $v(x)$ é o valor reprodutivo de um indivíduo de idade x. Podemos definir o valor reprodutivo como a seguinte razão entre números de indivíduos numa distribuição etária estável (Wilson and Bossert 1971):

$$(x) = \frac{\text{número de descendentes produzidos por indivíduos de idade } x \text{ ou mais velhos}}{\text{número de indivíduos de idade } x} \qquad \text{Expressão 3.14}$$

Podemos usar a equação de Euler para encontrar os valores do numerador e do denominador. Para o numerador, adicionamos os termos da equação de Euler da idade presente para o futuro:

$$\text{Produção de descendentes} = \int_x^k e^{-ry} l(y)b(y)dy \qquad \text{Expressão 3.15}$$

Para o denominador, o número de indivíduos na idade x é o número de indivíduos que nasceu x tempo atrás, multiplicado pela probabilidade de sobreviver até à idade x. Assim:

$$\text{Número na idade } x = e^{-rx} l(x) \qquad \text{Expressão 3.16}$$

Substituindo as Expressões 3.15 e 3.16 na 3.17, obtemos:

$$v(x) = \frac{\int_x^k e^{-ry} l(y) b(y) dy}{e^{-rx} l(x)} \qquad \text{Expressão 3.17}$$

Rearranjando o lado direito, chegamos a uma fórmula para o valor reprodutivo:

$$v(x) = \frac{e^{rx}}{l(x)} \int_x^k e^{-ry} l(y) b(y) dy \qquad \text{Equação 3.15}$$

A versão da Equação 3.15 em tempo discreto nos permite usar os perfis $l(x)$ e $b(x)$ para calcular o valor reprodutivo de indivíduos na idade x:

$$v(x) = \frac{e^{rx}}{l(x)} \sum_{y=x+1}^{k} e^{-ry} l(y) b(y) \qquad \text{Equação 3.16*}$$

Na solução de álgebra de matrizes, o vetor próprio à esquerda da matriz de Leslie é o vetor de valores reprodutivos. Pela Equação 3.15, o valor reprodutivo dos recém-nascidos é sempre igual a 1,0 ($v(0) = 1{,}0$). Assim, o valor reprodutivo é medido relativamente ao valor da primeira idade. Por exemplo, se $v(3) = 2{,}0$, um indivíduo de idade 3 produzirá, durante o resto da sua vida, aproximadamente duas vezes mais descendentes do que um recém-nascido. Os valores reprodutivos refletem a sobrevivência de um indivíduo até à sua idade atual, a sua sobrevivência e reprodução em idades futuras, e a magnitude do r. Normalmente, o valor reprodutivo atinge o máximo na idade da primeira reprodução ou próximo dela, depois ele diminui rapidamente à medida que o indivíduo envelhece. Para os dados da Tabela 3.1, o valor reprodutivo é máximo para os indivíduos de idade 0 (Tabela 3.3).

*NA: Muito cuidado com a notação nesta fórmula. Em particular, repare que foi somado um ao índice da soma ($y = x + 1$). Desta forma, usando os dados da sexta e da oitava coluna da Tabela 3.3, $v(1) = (2{,}716)(0{,}264) = 0{,}717$. A Equação 3.16 gera valores reprodutivos que são consistentes com a solução de álgebra de matrizes, mas a fórmula é restrita a populações com nascimentos em pulso e censo pós-reprodutivo. Veja Goodman (1982) e Caswell (2001) para mais detalhes.

O valor reprodutivo nos diz quais idades são mais "valiosas" para o crescimento futuro da população. No Capítulo 2, vimos que o rendimento máximo na exploração de uma população acontecia quando a população era explorada de forma a maximizar a taxa de crescimento populacional. Para o modelo logístico simples, vimos que a melhor estratégia era manter a população no tamanho $K/2$. Para uma população com estrutura etária, a maximização da taxa de crescimento implicaria a extração de indivíduos com valor reprodutivo relativamente baixo – normalmente recém-nascidos ou indivíduos muito velhos, dependendo da estrutura etária da população.

O valor reprodutivo também é relevante em problemas de manejo de populações e biologia da conservação. Se quisermos introduzir indivíduos reproduzidos em cativeiro numa população natural com o objetivo de aumentar a sua taxa de crescimento, devemos esperar até que estes indivíduos atinjam o seu valor reprodutivo máximo. Finalmente, a seleção natural vai atuar mais fortemente sobre as idades com maior valor reprodutivo. Por exemplo, um alelo que expressa efeitos deletérios em classes etárias reprodutivas será eliminado pela seleção muito mais rapidamente que um alelo que expressa efeitos em classes mais velhas, com baixo valor reprodutivo. A **senescência** pode representar a acumulação de efeitos deletérios em indivíduos velhos. A pressão da seleção é mais fraca em indivíduos mais velhos (Rose 1984), em parte devido ao seu baixo valor reprodutivo (Fisher 1930).

ESTRATÉGIAS DE VIDA

A informação das tabelas de vida é essencial para fazer previsões sobre a taxa de crescimento das populações e sobre a estrutura etária. Do ponto de vista evolutivo, podemos perguntar porque encontramos certos padrões nas histórias de vida. Em outras palavras, porque é que a seleção natural favorece certos perfis $l(x)$ e $b(x)$? A seleção favorece qualquer história de vida com perfis que maximizem a contribuição de descendentes para a próxima geração. Assim, o perfil "perfeito" teria máxima sobrevivência e máxima fertilidade em todas as classes etárias!

Todavia, duas forças impedem a evolução desta história de vida ótima. Primeiro, é de se esperar que exista um número de **compromissos** entre os caracteres das histórias de vida. Organismos que investem muito na reprodução ficam com menos energia para investir no crescimento, manutenção e aquisição de recursos. Isto pode resultar num compromisso entre a reprodução e a sobrevivência. Um organismo pode produzir muitos descendentes pequenos com baixa sobrevivência, ou poucos descendentes grandes que sobrevivem muito bem. Por isso, também podem haver compromissos entre o número e a sobrevivência dos descendentes.

As estratégias de vida também vão ser moldadas por **restrições** – limitações fisiológicas ou evolutivas que impedem a evolução de certos caracteres nas histórias de vida. Por exemplo, os organismos grandes demoram necessariamente mais tempo para crescer e atingir a maturidade, por isso a idade na primeira

reprodução pode ser restringida pelo tamanho do corpo. Se um organismo carrega os descendentes formados dentro do seu próprio corpo (se é vivíparo), o tamanho do corpo também restringirá o número de descendentes produzidos. Os caracteres da história de vida de um organismo podem refletir uma longa herança evolutiva e podem não representar a melhor "solução" para o problema de maximizar o *fitness* do organismo no ambiente atual.

Uma visão teórica bastante popular trata a densidade populacional relativa como uma importante força seletiva para os caracteres das histórias de vida (MacArthur & Wilson 1967, Pianka 1970). A teoria da **seleção *r-K*** derivou o seu nome das duas constantes na equação de crescimento logístico. Imagine uma população que se mantém numa baixa densidade populacional, de tal maneira que os recursos para o crescimento não são limitados. Nestas circunstâncias, a melhor estratégia reprodutiva é simplesmente a maximização da produção de descendentes. Desta forma, os caracteres esperados numa situação de seleção *r* são reprodução semelpara em idade jovem, *r* alto, muitos descendentes com baixa sobrevivência, curva de sobrevivência tipo III e um pequeno tamanho do corpo na idade adulta.

Em contraste, na seleção *K*, os organismos crescem num ambiente cronicamente superlotado. A estratégia *r* não funciona neste caso porque os descendentes vão encontrar recursos muito limitados, tornando-se competidores relativamente fracos. A melhor estratégia é a de produzir menos descendentes, de alta qualidade, que serão bons competidores. Perante a limitação de recursos, a seleção *K* deveria favorecer reprodução iteropara tardia, *r* baixo, poucos descendentes com alta sobrevivência, uma curva de sobrevivência tipo I e um grande tamanho do corpo na idade adulta. Exemplos clássicos de espécies que poderiam ter evoluído sob os diferentes regimes incluem, por um lado, os mosquitos e as ervas daninhas (seleção *r*) e por outro, os humanos e as baleias (seleção *K*).

Apesar da sua popularidade nos livros de texto, a teoria da seleção *r-K* carrega alguns problemas sérios. Um problema fundamental é que as "previsões" desta teoria nunca foram derivadas a partir de um modelo populacional com estrutura etária. Outra dificuldade é que a densidade populacional não é a única força dirigindo a evolução dos caracteres de história de vida. Por exemplo, a teoria prevê que a iteroparidade evolui quando os organismos são submetidos à competição por recursos e se vêm obrigados a dedicar mais energia ao crescimento e manutenção do que à reprodução. Mas a iteroparidade também poderia evoluir como uma estratégia de distribuição do risco nos casos em que a sobrevivência dos descendentes entre um intervalo de tempo e o próximo é muito incerta (Murphy 1968). Se todos os descendentes nascerem no momento errado, existe um risco considerável de que todos eles se percam e neste caso, vale a pena espalhar a reprodução ao longo de vários períodos de tempo.

Adicionalmente, nem todos os organismos têm histórias de vida com caracteres que se ajustem facilmente às previsões do modelo. Por exemplo, existem muitas árvores de longa vida que são iteroparas (seleção *K*), mas têm uma curva de sobrevivência tipo III (seleção *r*). Finalmente, a teoria da seleção *r-K* não

foi confirmada experimentalmente. Populações laboratoriais de mosca da fruta (Taylor & Condra 1980) e de protozoários (Luckinbill 1979) nem sempre evoluíram caracteres *r*-selecionados quando mantidas em condições sublotadas, nem caracteres K-selecionados quando submetidas a superlotação. Embora a teoria de seleção *r-K* original tenha sido posta de lado, continua sendo verdade que as condições ecológicas que um organismo enfrenta – incluindo sua densidade populacional – podem constituir importantes pressões de seleção sobre as histórias de vida.

Por exemplo, a mortalidade devida à predação pode causar alterações profundas nos perfis de fertilidade e sobrevivência (Gadgil & Bossert 1970, Roff 1992). Se os predadores se especializarem nas classes de tamanho adultas, a seleção natural favorecerá os indivíduos que maturam mais cedo e se reproduzem enquanto ainda são pequenos. Estas previsões foram confirmadas com gupis tropicais de água doce (*Poecilidae*): as histórias de vida diferem entre populações da mesma espécie, dependendo da presença ou ausência de predadores (Reznick et al. 1996). Além disso, resultados de campo demonstram que, na presença de predadores, os caracteres de história de vida podem evoluir muito rapidamente (Reznick et al. 1997). Outros estudos mostraram que o tamanho do corpo – e necessariamente outros caracteres de história de vida – também podem evoluir em resposta à presença de espécies competidoras (Schluter 1994). Nos Capítulos 5 e 6 desenvolveremos modelos ecológicos para ilustrar os efeitos da competição e da predação sobre a dinâmica das populações. Não obstante, é importante reforçar que estas interações também têm uma importância fundamental na evolução das histórias de vida.

CRESCIMENTO POPULACIONAL COM ESTRUTURA DE TAMANHOS E DE ESTADOS

A modelagem com tabelas de vida pressupõe que a idade do organismo é a variável mais "correta" para definir uma história de vida. Para muitas histórias de vida, no entanto, a idade não é a variável crítica. Muitos insetos, por exemplo, passam pelos estados de ovo, larva, pupa e adulto. A sobrevivência pode depender mais do estado do que da idade do inseto. Isto é, a sobrevivência de um besouro pode não depender dele ter três ou seis meses de idade, mas sim de ele estar no estado larval ou no estado adulto. Claramente, a idade e o estado não são independentes. O estado da história de vida em que um organismo se encontra dependerá, em parte, da sua idade. No entanto, as transições entre estados costumam ser flexíveis e dependentes de fatores bióticos, tais como a disponibilidade de alimento e a densidade populacional, e de fatores abióticos, tais como a temperatura e o fotoperíodo.

Mesmo em organismos com uma história de vida sem estados facilmente identificáveis, a sobrevivência e a reprodução podem depender mais do tamanho do organismo do que da sua idade. Muitos organismos têm crescimento inde-

terminado - um peixe pequeno pode ser um juvenil de crescimento rápido ou um adulto de crescimento lento. Se a mortalidade depender principalmente da predação por outros peixes, o tamanho do indivíduo pode ser mais relevante que a sua idade. Finalmente, os organismos "modulares" como as plantas e os corais podem se organizar em colônias ou unidades semi-independentes (perfilhos de plantas) capazes de se reproduzir. Nestes casos, a história de vida pode se tornar muito complexa: as colônias de coral podem se fragmentar ou se fundir e as plantas podem se propagar vegetativamente. Em todos estes exemplos, o tamanho ou o estado do organismo são mais importantes do que a idade para a determinação da sua sobrevivência e reprodução.

Afortunadamente, a matriz de Leslie pode ser modificada para aplicação nestes tipos de história de vida (Lefkovitch 1965). A mudança fundamental, é que os elementos da matriz deixam de corresponder a idades do organismo, para passar a referir-se a estados (ou tamanhos). Continuamos incorporando um intervalo de tempo que representa a transição de um estado para o próximo. Por exemplo, esta é uma matriz de transição para o ciclo de vida simplificado de um inseto com três estados - ovo, larva e adulto:

$$\begin{array}{l} \\ \text{ovo} \\ \text{larva} \\ \text{adulto} \end{array} \begin{array}{c} \begin{array}{ccc} \text{ovo} & \text{larva} & \text{adulto} \end{array} \\ \begin{bmatrix} 0 & 0 & F_{ao} \\ P_{ol} & P_{ll} & 0 \\ 0 & P_{la} & P_{aa} \end{bmatrix} \end{array} \qquad \text{Expressão 3.18}$$

Repare que cada coluna representa o estado no tempo t e cada linha o estado no tempo $t + 1$. Os elementos da primeira linha representam fertilidades. Os elementos das outras linhas representam probabilidades de transição entre estados. Em contraste com o que acontece na matriz de Leslie, agora temos elementos positivos na diagonal. Isto quer dizer que as larvas e os adultos podem permanecer no seu estado entre dois intervalos de tempo, enquanto os ovos só podem morrer ou transitar para o estado larval. Só os adultos podem se reproduzir, por isso só existe um valor de fertilidade (F_{ao}) nesse estado.

Em seguida, temos uma matriz de transição para uma árvore de longa vida com cinco classes de tamanho:

$$\begin{array}{l} \\ \text{tam 1} \\ \text{tam 2} \\ \text{tam 3} \\ \text{tam 4} \\ \text{tam 5} \end{array} \begin{array}{c} \begin{array}{ccccc} \text{tam1} & \text{tam2} & \text{tam3} & \text{tam4} & \text{tam5} \end{array} \\ \begin{bmatrix} P_{11} & F_{21} & F_{31} & F_{41} & F_{51} \\ P_{12} & P_{22} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_{23} & P_{33} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_{34} & P_{44} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & P_{45} & P_{55} \end{bmatrix} \end{array} \qquad \text{Expressão 3.19}$$

Novamente, existe a possibilidade de um indivíduo permanecer na mesma classe de tamanho (elementos da diagonal) ou crescer para a classe imediatamente acima (elementos da subdiagonal). Com exceção da primeira, todas as classes de tamanho se reproduzem, apresentando valores de fertilidade positivos na primeira linha da matriz.

Finalmente, como um último exemplo, mais complexo, considere uma população de corais de recife com três classes de tamanho (pequeno, médio, grande):

$$\begin{array}{c} \\ \text{pequeno} \\ \text{médio} \\ \text{grande} \end{array} \begin{array}{c} \begin{array}{ccc} \text{pequeno} & \text{médio} & \text{grande} \end{array} \\ \begin{bmatrix} P_{pp} + P_{pp} & P_{mp} + F_{mp} & P_{gp} + F_{gp} \\ P_{pm} & P_{mm} & P_{gm} \\ P_{pg} & P_{mg} & P_{gg} \end{bmatrix} \end{array} \qquad \text{Expressão 3.20}$$

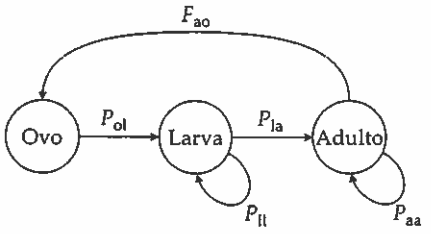
Tal como antes, os elementos da diagonal representam a probabilidade de uma colônia permanecer na mesma classe de tamanho, e os elementos da subdiagonal representam a probabilidade da colônia passar para a próxima classe. No entanto, agora também existe a possibilidade das colônias grandes se fragmentarem e darem origem a colônias médias (P_{gm}) ou pequenas (P_{gp}), ou das colônias médias se fragmentarem para dar origem a colônias pequenas (P_{mp}). As colônias pequenas também podem se fundir, "pulando" um estado e passando diretamente de pequeno para grande (P_{pg}). Finalmente, veja como na primeira linha da matriz os elementos são somas de fertilidades e transições entre estados. Isto acontece porque a produção de colônias pequenas tem um componente de reprodução sexuada (F) e de persistência e fragmentação assexuada (P).

A Figura 3.4 mostra como estes ciclos de vida mais complexos também podem ser representados por diagramas de setas. Cada círculo no diagrama representa um estado diferente na história da vida e cada seta representa a transição de um estado para outro. Os estados que não são unidos por setas têm um zero no elemento correspondente da matriz de transição.

Apesar da complexidade destes ciclos de vida, a mecânica da multiplicação de matrizes é exatamente a mesma que encontramos no cenário mais simples da matriz de Leslie. Desde que os elementos de transição sejam constantes, a população acabará por crescer exponencialmente, apresentando uma distribuição de estados estável. No entanto, com estas histórias de vida, já não podemos utilizar a equação de Euler - teremos que obter r e a distribuição de estados estável através da álgebra de matrizes. Para qualquer matriz de transição, λ é o valor próprio dominante. O vetor próprio à direita é a distribuição de estados estável, e o vetor próprio à esquerda revela a distribuição de valores reprodutivos (Caswell 2001). A álgebra de matrizes nos permite utilizar a mesma ferramenta analítica para uma variedade de histórias de vida complexas que não se enquadram numa simples classificação de idades.

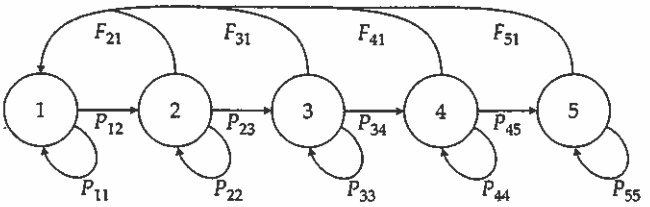
(a) **Inseto**

$$\begin{matrix} 0 & 0 & F_{ao} \\ P_{ol} & P_{ll} & 0 \\ 0 & P_{la} & P_{aa} \end{matrix}$$



(b) **Árvore**

$$\begin{matrix} P_{11} & F_{21} & F_{31} & F_{41} & F_{51} \\ P_{12} & P_{22} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_{23} & P_{33} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_{34} & P_{44} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & P_{45} & P_{55} \end{matrix}$$



(c) **Coral**

$$\begin{matrix} P_{pp}+F_{pp} & P_{mp}+F_{mp} & P_{gp}+F_{gp} \\ P_{pm} & P_{mm} & P_{gm} \\ P_{pg} & P_{mg} & P_{gg} \end{matrix}$$

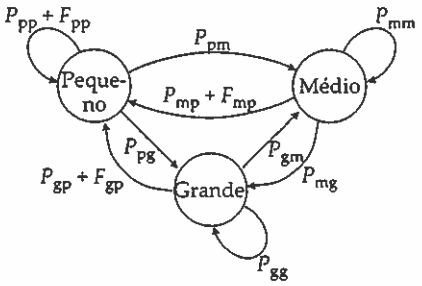


Figura 3.4 Matrizes de transição entre estados e diagramas de setas para diferentes histórias de vida. (a) História de vida simplificada de um inseto. (b) História de vida de uma árvore de longa vida. (c) História de vida de um coral, com reprodução sexuada e assexuada.

Exemplos Empíricos

TABELAS DE VIDA PARA ESQUILOS-DO-CHÃO

Um estudo demográfico de longo prazo sobre o Esquilo-do-chão de Uinta* (*Spermophilus armatus*) demonstra como as tabelas de vida ajudam a compreender o crescimento populacional (Slade & Balph 1974). Numa área de estudo no Norte do Canadá os esquilos acordaram da hibernação entre o final de março e o meio de abril de cada ano, dependendo do estado do tempo. As fêmeas estabeleceram territórios e se reproduziram logo após acordarem. As primeiras crias nasceram no início de maio e os juvenis começaram a sair das suas tocas natais umas três semanas mais tarde. Durante junho e julho, todos os indivíduos

* NT: Tradução do nome Norte-Americano *Uinta ground squirrel*.

estavam ativos, independentemente da sua classe etária e sexo. Os adultos começaram a hibernar em julho e chegado o mês de setembro, todos os esquilos tinham sumido debaixo do chão.

Os pesquisadores capturaram e marcaram todos os indivíduos dos 8,9 hectares da área de estudo e monitoraram a sua atividade a partir de torres de observação. A pesquisa foi conduzida ao longo de sete anos divididos em duas fases. Durante a primeira fase (1964-1968) a população não foi perturbada, com exceção das manipulações necessárias para o monitoramento. Nesta fase, o tamanho da população flutuou entre 178 e 255 esquilos, com uma média anual de 205. Durante a segunda fase (1968-1971), os pesquisadores diminuíram a população de esquilos para aproximadamente 100 indivíduos. A análise da tabela de vida (Tabela 3.5) revelou efeitos dramáticos da redução da densidade sobre a taxa de crescimento e sobre a estrutura etária.

Antes da população ser reduzida, as taxas de natalidade e mortalidade por classe etária estavam aproximadamente balanceadas, originando uma taxa de crescimento populacional ligeiramente negativa [r = - 0,046 indivíduos / (indivíduo • ano)]. O tempo de vida máximo era de aproximadamente 5 anos, com alguma variação devida ao habitat. Na distribuição de idades estável, 37% da população era constituída por juvenis (Figura 3.5a) e o valor reprodutivo atingia o seu máximo durante o segundo ano de vida dos indivíduos (Figura 3.5b).

Após a redução da densidade, a reprodução passou a exceder a mortalidade e a população alcançou uma taxa de crescimento substancial [r = 0,306 indiví-

Tabela 3.5 Tabelas de vida para Esquilos-do-chão de Uinta (*Spermophilus armatus*) antes e depois de uma redução da densidade.

	Tabela de vida pré-redução		*Tabela de vida pós-redução*	
x (anos)	*l(x)*	*b(x)*	*l(x)*	*b(x)*
0,00	*1,000*	*0,00*	*1,000*	*0,00*
0,25	*0,662*	*0,00*	*0,783*	*0,00*
0,75	*0,332*	*1,29*	*0,398*	*1,71*
1,25	*0,251*	*0,00*	*0,288*	*0,00*
1,75	*0,142*	*2,08*	*0,211*	*2,24*
2,25	*0,104*	*0,00*	*0,167*	*0,00*
2,75	*0,061*	*2,08*	*0,115*	*2,24*
3,75	*0,026*	*2,08*	*0,060*	*2,24*
4,75	*0,011*	*2,08*	*0,034*	*2,24*
5,75	*0,000*	*0,00*	*0,019*	*2,24*
6,75	—	—	*0,010*	*2,24*
7,75	—	—	*0,000*	*0,00*

Dados de Slade & Balph (1974)

duos / (indivíduo • ano)]. O tempo de vida máximo aumentou para sete anos e a distribuição de idades estável se deslocou para classes etárias ligeiramente mais velhas (Figura 3.5a). O pico do valor reprodutivo alargou um pouco para incluir indivíduos com três e quatro anos de idade (Figura 3.5b), refletindo o aumento na reprodução e sobrevivência das classes mais velhas.

As reduções da densidade revelaram que os efeitos da superpopulação vão muito além da diminuição da taxa de crescimento populacional. Variáveis como a sobrevivência, a reprodução, a longevidade e a estrutura etária também apresentam sensibilidade à densidade da população. As manipulações também expõem um problema básico do nosso modelo de crescimento exponencial: as taxas de natalidade e mortalidade específicas de cada classe etária mudam com o tamanho da população!

Podemos incorporar a denso-dependência nos perfis de sobrevivência ou de fecundidade, em uma ou mais classes etárias. Mesmo que ela só afete o incremento de uma só classe etária, a denso-dependência pode frear eficazmente o

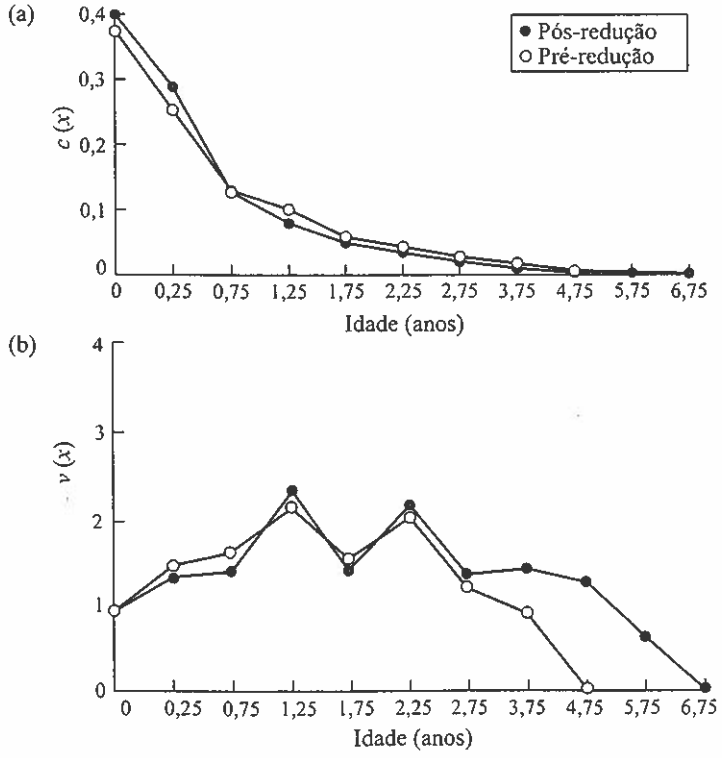


Figura 3.5 (a) Distribuição etária estável e (b) distribuição do valor reprodutivo para os Esquilos-do-chão de Uinta (*Spermophilus armatus*) antes e depois da redução da densidade. Dados da Tabela 3.5.

crescimento da população, podendo até gerar uma dinâmica populacional complexa. Até ao fim deste livro, regressaremos a alguns modelos populacionais simples que não incorporam estrutura etária. No entanto, os detalhes biológicos da migração (Capítulo 4), competição (Capítulo 5), predação (Capítulo 6) e colonização (Capítulo 7) certamente poderão refletir a estrutura de tamanhos e de idades da população.

MATRIZ DE PROJEÇÃO DE ESTADOS PARA O CARDO

O cardo (*Dipsacus sylvestris*) é uma erva daninha perene européia que aparece com freqüência em prados e campos abandonados no Leste dos Estados Unidos. A planta tem um ciclo de vida complexo que pode ser representado por um modelo matricial de estados. A maioria das sementes cai até dois metros de distância da planta mãe e pode permanecer dormente por um ou dois anos. As sementes que germinam com êxito formam uma roseta de folhas grandes. A fase de roseta é variável, mas pode durar mais de cinco anos. A roseta precisa ser submetida a baixas temperaturas no inverno (vernalização) para poder formar uma flor no verão seguinte. O cardo floresce e produz sementes apenas uma vez, morrendo em seguida.

As plantas foram estudadas em oito campos abandonados em Michigan, que foram semeados com cardos no início do estudo (Werner 1977, Werner & Caswell 1977). Para construir a matriz de transição de estados, as plantas foram monitoradas individualmente em parcelas delimitadas, ao longo de vários anos consecutivos. O ciclo de vida do cardo pode ser dividido em seis estados (Caswell 2001):

1. Sementes dormentes no primeiro ano
2. Sementes dormentes no segundo ano
3. Rosetas pequenas ($<$ 2,5 cm de diametro)
4. Rosetas médias (2,5 - 18,9 cm de diametro)
5. Rosetas grandes ($\geq$ 19,0 cm de diametro)
6. Plantas com flor

A Figura 3.6 mostra o diagrama de setas e a matriz de transição entre estados para este ciclo de vida, de acordo com os dados obtidos nas oito parcelas experimentais. Os valores positivos na diagonal e na subdiagonal indicam que as rosetas podem permanecer na sua classe de tamanho, crescer para uma classe maior, ou florescer. Existe só um elemento positivo na primeira linha da matriz porque apenas as plantas com flor podem produzir sementes. Repare também, que o elemento correspondente às plantas com flor na diagonal é zero, indicando que as plantas morrem após florescerem. A taxa de crescimento populacional para esta matriz é $\lambda = 2{,}3242$. Isto corresponde a um r de 0,8434 indivíduos / (indivíduo $\cdot$ ano), com um tempo de duplicação projetado para menos de 10 meses.

Sem (1)	Sem (2)	Ros (p)	Ros (m)	Ros (g)	Planta com flor
0	0	0	0	0	322,380
0,966	0	0	0	0	0
0,013	0,010	0,125	0	0	3,448
0,007	0	0,125	0,238	0	30,170
0,008	0	0	0,245	0,167	0,862
0	0	0	0,023	0,750	0

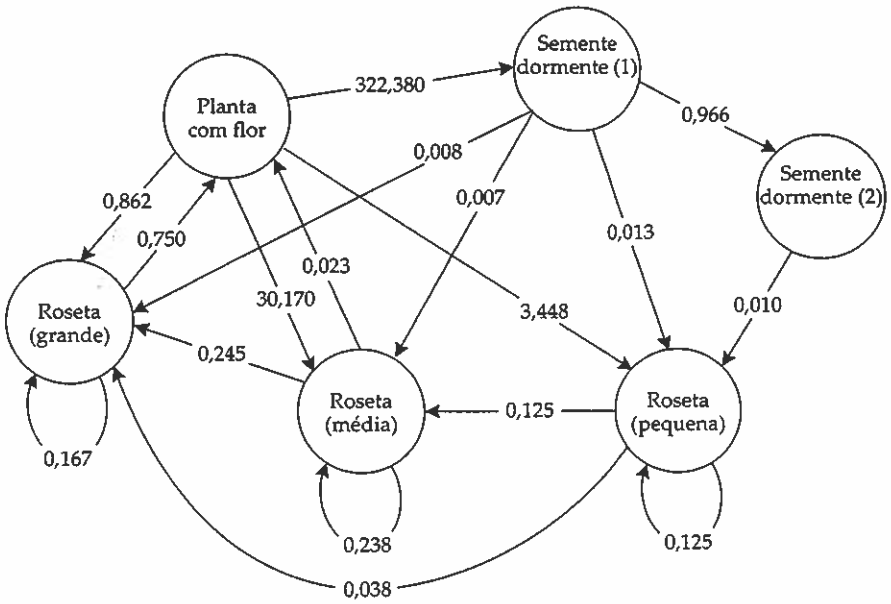


Figura 3.6 Matriz de transição e diagrama de setas para o cardo (*Dipsacus sylvestris*). As transições se aplicam a sementes dormentes de primeiro e segundo ano [Sem (1) e Sem (2)], rosetas pequenas, médias e grandes [Ros (p), Ros (m), Ros (g)], e plantas com flor. (Dados de Caswell 1989.)

Ao contrário do que sucede nos modelos de classes etárias, as freqüências relativas na distribuição de estados estável nem sempre diminuem nos estados mais avançados. Na distribuição de estados estável do cardo, existiam mais rosetas médias que rosetas pequenas (Figura 3.7a). A variação dos valores reprodutivos cobria seis ordens de magnitude, desde um mínimo para as sementes dormentes de segundo ano, até um máximo nas plantas com flor (Figura 3.7b).

Os dados dos cardos também foram analisados com um modelo de classes etárias, colocando as rosetas de 1 a 4 anos em classes etárias separadas (Werner & Caswell 1977). No entanto, o modelo de estados obteve uma previsão do ano de primeira floração mais exata que o modelo de idades. Os resultados sugerem que o tamanho da roseta, e não a idade, exerce a influência mais relevante sobre o crescimento e sobrevivência do cardo.

Os resultados da modelagem do cardo variaram fortemente entre os oito campos, com a taxa de crescimento populacional (r) variando desde -0,46 a 0,96 indivíduos / (indivíduo • ano). Os campos com o r mais baixo tinham altos níveis de folhiço herbáceo, que limitam a germinação das sementes de cardo. A taxa de crescimento populacional também foi baixa em campos com alta densidade de plantas herbáceas, que reduzem a sobrevivência das rosetas de cardo pela competição e sombreamento. Finalmente, o r se relacionou com a produção primária anual do campo. As taxas de crescimento populacional foram mais elevadas nos campos menos produtivos, talvez refletindo a competição com outras plantas. As altas taxas de crescimento medidas neste estudo são provavelmente insustentáveis no longo prazo. Tal como no exemplo dos esquilos, um modelo com denso-dependência talvez seja o mais apropriado para prever o tamanho da população.

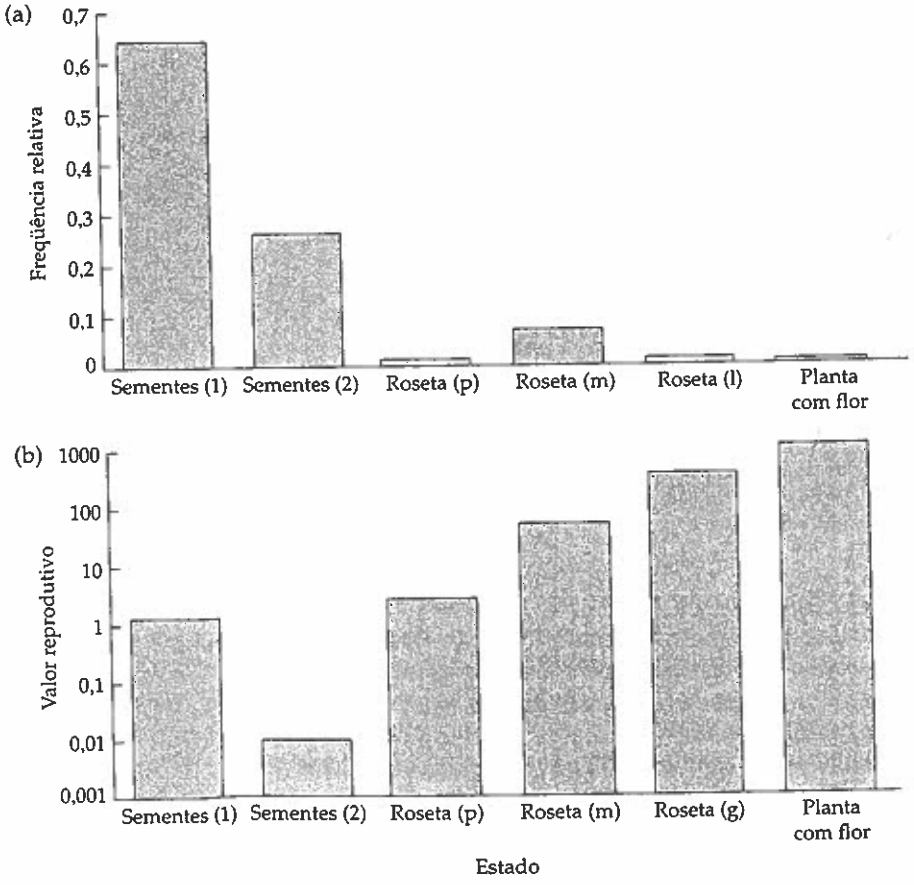


Figura 3.7 (a) Distribuição de estados estável e (b) distribuição de valores reprodutivos para o cardo (*Dipsacus sylvestris*). Note a escala logarítmica. Valores derivados dos dados da Figura 3.6.

Problemas

3.1 Represente num gráfico o logaritmo (base 10) da sobrevivência de esquilos nos períodos pré- e pós-redução da população (Tabela 3.5). Qual é a forma geral destas curvas (Tipo I, II, ou III), e como é que a redução da densidade afeta a sobrevivência?

3.2 Considere a seguinte tabela de vida para uma população hipotética de caramujos:

Idade em anos (x)	*S(x)*	*B(x)*
0	500	0,0
1	400	2,5
2	40	3,0
3	0	0,0

a. Complete a análise da tabela de vida calculando $l(x)$, $g(x)$, R_0, G, e a estimativa de r. Calcule o valor exato do r utilizando a equação de Euler.

b. Determine a distribuição de idades estável e a distribuição de valores reprodutivos relativos a esta tabela de vida.

*3.3 Suponha que a população de caramujos do Problema 3.2 consiste em 50 recém-nascidos, 100 indivíduos com um ano e 20 com dois anos. Construa a matriz de Leslie para esta tabela de vida e projete o crescimento populacional nos próximos dois anos.

* Problema avançado

CAPÍTULO 4

Metapopulações

Apresentação e Previsões do Modelo

Nos Capítulos 1-3 exploramos vários modelos de crescimento populacional. Estes modelos utilizam diferentes pressupostos: recursos ilimitados (Capítulo 1) versus capacidade de suporte finita (Capítulo 2), ou população homogênea (Capítulo 1) versus população com estrutura etária (Capítulo 3). Todos eles, no entanto, descrevem **populações fechadas**. Em outras palavras, os modelos descrevem populações que mudam de tamanho devido a nascimentos e mortes que ocorrem localmente. Nós assumimos explicitamente que os indivíduos não se movimentam entre populações.

Este pressuposto da população fechada é matematicamente útil, mas não é biologicamente realista. Para os animais migratórios, tais como as aves canoras que nidificam na América do Norte e invernam nos trópicos, ou os salmões oceânicos que desovam em rios de água doce, o movimento sazonal de indivíduos é a principal causa de alterações populacionais. Também existem muitas espécies não migratórias que se deslocam entre populações. Os organismos com ciclos de vida complexos, em particular, tendem a ter sementes ou larvas adaptadas ao deslocamento para novas populações. As ascídias descritas no Capítulo 2 são um bom exemplo. Os adultos são invertebrados que se alimentam por filtração permanentemente agarrados a paredes de rocha, mas as larvas se parecem com girinos, têm vida livre e ficam à derivam na correnteza por vários dias antes da fixação e metamorfose. Isso significa que os "nascimentos" numa população local de ascídias consistem em juvenis provenientes de muitos lugares distintos.

O movimento de indivíduos entre lugares pode ser denso-dependente. Nas espécies territoriais, como a Mariquita-azul-de-garganta-negra (*Dendroica caerulescens*), nem todos os indivíduos conseguem estabelecer territórios e aqueles que não conseguem, podem migrar em busca de áreas menos populosas. Os modelos matemáticos que ignoram a biologia do movimento de animais ou de plantas podem perder aspectos essenciais da dinâmica das populações.

Neste capítulo, vamos desenvolver uma classe de modelos simples que consideram o fato de os indivíduos se deslocarem entre lugares, e que estes deslocamentos são potencialmente importantes para a persistência e a sobrevivência das populações. Este capítulo explora o conceito de **metapopulação**. A metapopulação pode ser vista como uma "população de populações" (Levins 1970) – um grupo de várias populações locais interligadas pela emigração e imigração.

Para estudar metapopulações, precisamos introduzir duas alterações importantes na nossa forma de pensar. A primeira está relacionada com a forma de medir as populações. Nos Capítulos 1-3, nossos modelos previam o tamanho da população – o número de indivíduos no equilíbrio. Nossos modelos de metapopulação não vão prever o tamanho da população, mas sim a sua *persistência*. Assim, a gama de valores que representam o tamanho populacional será condensada em apenas dois números: 0 (extinção local) e 1 (persistência local). Não fa-

remos mais distinção entre populações pequenas e grandes, ou entre populações cíclicas, flutuantes ou constantes. Pelo contrário, a única distinção será entre as populações que persistem e as que se extinguem.

A segunda alteração diz respeito à escala espacial em que estudaremos as populações. Nos Capítulos 1-3 enfatizamos soluções para o tamanho populacional de equilíbrio, focalizando implicitamente as populações que persistem através do tempo. Em contrapartida, na perspectiva da metapopulação, as populações locais se extinguem freqüentemente e a escala mais apropriada para encontrar um equilíbrio é a escala regional, ou da paisagem, que inclui várias localidades interligadas. Nesta escala já não vamos nos preocupar com a persistência de nenhuma população em particular. Em vez disso, construiremos um modelo que descreve a proporção de localidades ocupadas por populações. Assim, ignoraremos o destino das populações individuais para poder modelar até que ponto as populações enchem a paisagem. Esta visão de grande escala nos permitirá usar formulações matemáticas simples, que evitam a complexidade associada à modelagem do tamanho populacional local e da migração de indivíduos. Analogamente, se estivéssemos modelando a dinâmica de um pátio de estacionamento muito movimentado, tentaríamos prever quantos – e não exatamente quais – lugares estariam ocupados.

METAPOPULAÇÕES E RISCO DE EXTINÇÃO

A perspectiva de metapopulações nos permite distinguir entre uma **extinção local**, onde desaparece uma única população e uma **extinção regional**, onde se perdem todas as populações da região. Mesmo que as populações não estejam interligadas pela migração, o risco de extinção regional tenderá a ser muito menor que o risco de extinção local.

Para explorar este conceito quantitativamente, podemos definir p_e como a **probabilidade de extinção local** – isto é, a probabilidade de que se extinga uma população de uma mancha ocupada. Esta probabilidade é um número que varia entre 0 e 1. Se $p_e = 0$, a população persiste, mas se $p_e = 1$, a extinção é certa. Em longo prazo, todas as populações se extinguem, daí que a probabilidade de extinção tenha de ser medida com respeito a uma determinada escala temporal. Na dinâmica de metapopulações, esta escala costuma ser de anos ou décadas.

Suponha que $p_e = 0{,}7$, para probabilidades medidas numa escala temporal de anos. Isto significa que em um determinado ano, uma população tem 70% de chance ($100 \times 0{,}7$) de se extinguir e 30% de chance de persistir ($1 - p_e = 0{,}3$). Qual é a chance da população persistir durante dois anos? A **probabilidade de persistência** por dois anos é igual à probabilidade de não-extinção no primeiro ano ($1 - p_e$), multiplicada pela probabilidade de não-extinção no segundo ano ($1 - p_e$). Assim:

$$P_2 = (1 - p_e)(1 - p_e) = (1 - p_e)^2 \qquad \text{Expressão 4.1}$$

A probabilidade de uma população persistir por n anos (P_n) é a probabilidade de não-extinção durante n anos consecutivos:

$$P_n = (1 - p_e)^n \qquad \text{Equação 4.1}$$

Por exemplo, se $p_e = 0,7$ e n - 5, $p_n = (1 - 0,7)^5 = 0,00243$. Logo, se houver 70% de chance de uma população se extinguir em um ano, a chance de persistência por cinco anos consecutivos será de apenas 0,2%.

Agora suponha que, em vez de uma só população, temos duas populações idênticas, cada uma com $p_e = 0,7$. Por enquanto, assumimos que as duas populações são independentes uma da outra – a chance de extinção numa mancha não é afetada pela presença ou ausência de populações em outras manchas. Qual será a probabilidade de persistência regional para este par de populações; isto é, qual é a probabilidade de que *pelo menos* uma das populações persista durante um ano? A probabilidade de persistência regional por um ano (P_x) é igual a 1 menos a probabilidade de que ambas as manchas se extingam durante esse ano:

$$P_2 = 1 - (p_e)(p_e) = 1 - (p_e)^2 \qquad \text{Expressão 4.2}$$

A **probabilidade de persistência regional** num conjunto de x manchas é a probabilidade de que não se extingam simultaneamente todas as manchas:

$$P_x = 1 - (p_e)^x \qquad \text{Equação 4.2}$$

Por isso, se tivermos 10 manchas, cada uma com $p_e = 0,7$, a probabilidade de persistência regional será $p_{10} = 1 - (0,7)^{10}$. Em outras palavras, com 10 manchas, existe uma chance de 97% que pelo menos uma delas persista, embora seja muito provável que qualquer uma das populações individuais se extinga ($p_e = 0,7$) ! A Figura 4.1 mostra como P_x aumenta rapidamente a medida que se acrescentam manchas, embora exista uma diminuição geral a valores de p_e mais altos.

A Equação 4.2 ilustra um princípio importante: a quantidade de manchas "dispersa o risco" de extinção. Mesmo que as populações individuais estejam condenadas à extinção, um conjunto de populações pode persistir por um tempo surpreendentemente longo. Na próxima seção, vamos construir modelos de metapopulações em que estas populações locais estão interligadas, de tal forma que as probabilidades de extinção local e de colonização local dependem da ocupação das manchas.

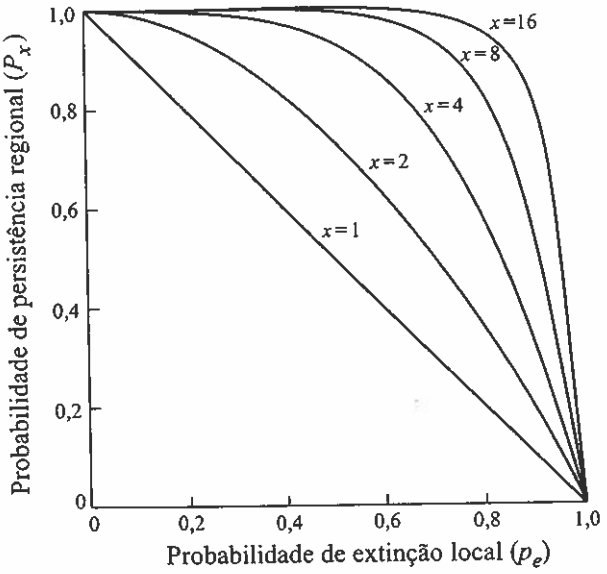


Figura 4.1 Relação entre a probabilidade de persistência regional (P_x), a probabilidade de extinção local (p_e) e o número de populações (x). Note que, à medida que o número de populações aumenta, a probabilidade de persistência regional se torna substancialmente mais alta, para uma determinada probabilidade de extinção local.

UM MODELO DE DINÂMICA DE METAPOPULAÇÕES

Imagine um conjunto de manchas homogêneas, em que cada mancha pode ser ocupada por uma única população. Tome f como a **fração de lugares ocupados**, isto é, a proporção de manchas que contêm populações. Logo, f é um número que varia entre 0 e 1. Se $f = 1$, todos os lugares estarão ocupados por populações e a paisagem estará saturada. Se $f = 0$, todos os lugares estarão desocupados e a metapopulação estará regionalmente extinta.

Como é que f varia com o tempo ? f pode aumentar se houver lugares vazios que são colonizados com sucesso. Considere I = **taxa de imigração**: a proporção de lugares colonizados com sucesso por unidade de tempo* f também pode diminuir se acontecerem extinções nos lugares ocupados. Seja E = **taxa de extinção,** ou seja, a proporção de lugares que se extinguem por unidade de tempo.

* NA: Tecnicamente, deveriamos nos referir a esta quantia como a taxa de colonização, não de imigração, mas usaremos esta terminologia para ser consistentes com o modelo de MacArthur-Wilson, que será desenvolvido no Capítulo 7.

A mudança em f é determinada pelo balanço dos ganhos devidos à colonização e das perdas devidas à extinção:

$$\frac{df}{dt} = I - E \qquad \text{Expressão 4.3}$$

Existe uma analogia estreita entre a Expressão 4.3 e nossa derivação inicial do modelo de crescimento exponencial no Capítulo 1 (Expressão 1.5). No modelo de crescimento exponencial existia uma constante substituição de indivíduos, devido aos nascimentos e às mortes. O tamanho da população (N) só atingia um equilíbrio se a taxa de natalidade se igualasse à taxa de mortalidade. Da mesma forma, ao nível da metapopulação, existe uma substituição constante de *populações* através da colonização e da extinção. A proporção de lugares ocupados (f) atinge um equilíbrio quando a taxa de imigração é exatamente igual à taxa de extinção. Voltaremos a encontrar esta derivação no Capítulo 7, quando modelarmos o número de espécies numa comunidade.

Agora gostaríamos de descrever as funções de imigração e de extinção com mais detalhe. A taxa de imigração depende de dois fatores. Em primeiro lugar, vem a **probabilidade de colonização local**, p_i. Se cada lugar for colonizado independentemente, esta probabilidade dependerá apenas das condições físicas e biológicas dentro da mancha. Há muitos fatores que podem afetar p_i, incluindo a área da mancha, a disponibilidade de habitats ou recursos alimentares críticos, e a ausência ou raridade de predadores, patógenos e competidores.

A probabilidade de colonização local também pode ser afetada por fatores externos ao lugar. Particularmente, se os lugares estiverem interligados pela migração, a probabilidade de colonização pode depender da presença de populações em outros lugares. Em outras palavras, quando há muitos lugares ocupados (f alto), existem muitos indivíduos migrando e portanto, a probabilidade de colonização é mais alta do que quando existem poucos lugares ocupados (f baixo). Desta forma, p_i depende de f. Nas próximas seções desenvolveremos modelos em que o p_i pode ser dependente ou independente de f (Gotelli 1991).

A taxa de imigração depende não só de p_i, mas também da disponibilidade de lugares desocupados, medida por $(1 - f)$. Quanto mais lugares estiverem disponíveis para colonização, mais rápida será a taxa geral de imigração. Assim, a taxa de imigração é o produto da probabilidade de colonização local (p_i), pela fração de lugares desocupados $(1 - f)$:

$$I = p_i(1 - f) \qquad \text{Expressão 4.4}$$

A taxa de imigração será igual a zero em dois casos: primeiro, se a probabilidade de colonização for zero ($p_i = 0$); e segundo, se todos os lugares da metapopulação estiverem ocupados ($f = 1$).

Seguindo um raciocínio semelhante, a taxa de extinção, E, é o produto da probabilidade de extinção local (p_e) pela fração de lugares ocupados (f):

$$E = p_e f \qquad \text{Expressão 4.5}$$

A taxa de extinção é igual a zero se a probabilidade de extinção for zero ($p_e = 0$), ou se nenhum dos lugares estiver ocupado ($f = 0$). Substituindo as Expressões 4.4 e 4.5 na Expressão 4.3 obtemos um modelo geral de metapopulação:

$$\frac{df}{dt} = p_i(1-f) - p_e f \qquad \text{Equação 4.3}^*$$

A Equação 4.3 é um modelo simples da dinâmica de metapopulações, que nos servirá como referência para o desenvolvimento de modelos alternativos. Alterando alguns dos nossos pressupostos sobre os processos de extinção e colonização, podemos gerar novos modelos de metapopulações que fazem diferentes previsões sobre a fração de lugares ocupados no equilíbrio ($\hat{f}$). Antes de explorar as variações, vamos primeiro examinar os pressupostos gerais do modelo básico.

Pressupostos do Modelo

A Equação 4.3 assume os seguintes pressupostos:

✓***Manchas homogêneas.*** Os lugares que as populações ocupam não podem diferir com respeito ao tamanho, qualidade do habitat, disponibilidade de recursos, ou outros fatores que possam afetar as probabilidades de colonização local ou de extinção local.

✓***Ausência de estrutura espacial.*** O modelo assume que as probabilidades de colonização e de extinção podem ser afetadas pela fração de lugares ocupados (f), mas não pela sua distribuição no espaço. Num modelo de metapopulação mais realista, a probabilidade de colonização de um determinado lugar dependeria da ocupação dos lugares vizinhos e não do f relativo a todos os lugares. Este tipo de modelo de "vizinhança" pode ser estudado com simulações ou com equações de difusão, onde a dispersão de populações através de lugares vazios é análoga a dispersão de uma gota de tinta num copo com água.

*NA: Como esta é uma equação diferencial contínua, tecnicamente, p_i e p_e não são probabilidades, mas sim taxas fracionais. No entanto, p_i e p_e se comportam como probabilidades quando são multiplicadas por um intervalo de tempo finito. Deveriamos acrescentar um termo de correção à Equação 4.3, ao longo desse intervalo de tempo, para considerar a chance de uma mancha ocupada sofrer uma extinção seguida de recolonização (Ray et al. 1991). No entanto, o termo de correção é tão pequeno que optamos por usar as equações diferenciais contínuas interpretando p_i e p_e como probabilidades de imigração e de extinção.

✓***Ausência de retardos.*** Como estamos descrevendo a dinâmica da metapopulação com uma equação diferencial contínua, assumimos que a "taxa de crescimento" da metapopulação (df/dt) responde instantaneamente às alterações de f, p_i, ou p_e.

✓***p_i e p_e constantes.*** As probabilidades p_i e p_e não se alteram ao longo do tempo. Embora não possamos afirmar com certeza quais populações vão se extinguir e quais lugares serão colonizados, as probabilidades destes eventos não se alteram.

✓***A ocorrência regional (f) afeta a colonização (p_i) e a extinção local (p_e).*** Exceto no modelo básico de ilha-continente (ver adiante), os modelos de metapopulação assumem que a migração é suficientemente forte para afetar a dinâmica local das populações e influenciar as probabilidades de colonização e/ou de extinção. Conseqüentemente, p_i e/ou p_e são funções de f.

✓***Grande número de manchas.*** No nosso modelo, se a fração de lugares ocupados se tornar infinitamente pequena, a metapopulação ainda pode persistir. Isso significa que não estamos assumindo nenhum tipo de estocasticidade demográfica (ver Capítulo 1) na metapopulação devida à diminuição do número de manchas.

Variações do Modelo

MODELO DE ILHA-CONTINENTE

No modelo de metapopulação mais simples possível, p_i e p_e são constantes. Quando p_e é constante, a probabilidade de extinção é a mesma para todas as populações e não depende da proporção de manchas ocupadas. Este pressuposto é análogo a uma taxa de mortalidade independente da densidade num modelo de crescimento populacional, onde a taxa de mortalidade não depende do tamanho da população (veja Capítulo 2). Igualmente, a probabilidade de colonização pode ser fixa. p_i constante implica em uma **chuva de propágulos** – uma fonte constante de imigrantes com potencial para colonizar qualquer lugar vazio (Figura 4.2a). Uma população "continental" grande e estável pode gerar uma chuva de propágulos sobre um conjunto de "ilhas" que formam uma metapopulação. A chuva de propágulos também pode caracterizar algumas populações de plantas colonizáveis por bancos de sementes enterradas e com longa vida. O valor de f no equilíbrio para este **modelo ilha-continente** se determina igualando a Equação 4.3 a zero e resolvendo para f:

$$0 = p_i - p_i f - p_e f \qquad \text{Expressão 4.6}$$

$$p_i f + p_e f = p_i \qquad \text{Expressão 4.7}$$

Dividindo ambos os lados da Expressão 4.7 por $(p_i + p_e)$ obtemos $\hat{f}$ o valor de f no equilíbrio:

$$\hat{f} = \frac{p_i}{p_i + p_e} \qquad \text{Equação 4.4}$$

No modelo ilha-continente, a fração de lugares ocupados no equilíbrio resulta de um balanço entre as probabilidades de imigração e de extinção. Repare que, mesmo quando a probabilidade de extinção (p_e) é muito grande e a probabilidade de colonização (p_i) é muito pequena, sempre permanecem alguns lugares ocupados na metapopulação $\hat{f} > 0$. Isto acontece porque a metapopulação é continuamente reabastecida pela chuva de propágulos que vem do exterior.

COLONIZAÇÃO INTERNA

Agora vamos eliminar o pressuposto da chuva de propágulos e, em vez dele, vamos imaginar que a única fonte de propágulos para a metapopulação é o

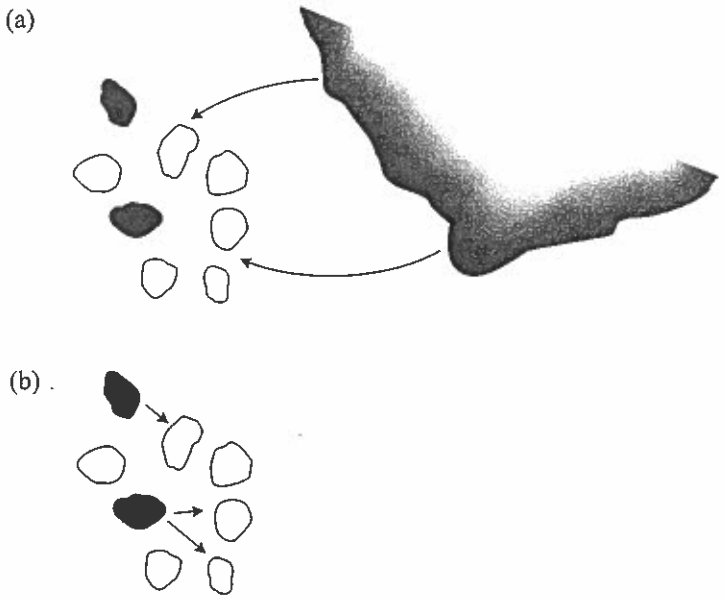


Figura 4.2 (a) Colonização no modelo ilha-continente. Os colonizadores de um conjunto de ilhas sempre provêm de uma grande área continental. Ilhas brancas representam lugares vazios e ilhas negras representam lugares que contêm populações. (b) Colonização no modelo interno. Os colonizadores não provêm de uma fonte externa inesgotável, em vez disso, eles provêm apenas de um conjunto de ilhas que se encontram presentemente ocupadas.

conjunto de lugares ocupados (Figura 4.2b). Em outras palavras, existe uma **colonização interna** que resulta em:

$$p_i = if \qquad \text{Expressão 4.8}$$

A constante i é uma medida do quanto aumenta a probabilidade de colonização de lugares vazios com o acréscimo de cada novo lugar ocupado. Neste modelo, cada população contribui com indivíduos para um reservatório de propágulos, que por sua vez podem vir a colonizar lugares desocupados. Repare que se todas as populações se extinguirem ($f = 0$), a probabilidade de colonização vai para zero, porque não existe nenhuma outra fonte de colonizadores. Esta condição contrasta com o modelo de ilha-continente, onde nunca havia falta de colonizadores graças à população continental externa.

Assumindo que as extinções continuam independentes e substituindo a Expressão 4.8 no modelo geral (Equação 4.3) obtemos (Levins 1970):

$$\frac{df}{dt} = if(1-f) - p_e f \qquad \text{Equação 4.5}$$

Novamente, igualamos a equação a zero e resolvemos para o valor de f no equilíbrio:

$$p_e f = if(1-f) \qquad \text{Expressão 4.9}$$

$$p_e = i - if \qquad \text{Expressão 4.10}$$

$$if = i - p_e \qquad \text{Expressão 4.11}$$

Dividindo ambos os lados por i obtemos:

$$\hat{f} = 1 - \frac{p_e}{i} \qquad \text{Equação 4.6}$$

Em contraste com as previsões do modelo ilha-continente, já não existe garantia da persistência da metapopulação ($\hat{f} > 0$). Em vez disso, a metapopulação só persistirá se o efeito da colonização interna (i) for suficientemente forte para compensar a probabilidade de extinção local (p_e). Se esta condição não for cumprida, a metapopulação se extingue ($\hat{f} \leq 0$). A extinção pode se dar porque a metapopulação já não recebe o benefício da colonização externa.

O EFEITO DE RESGATE

Nossos dois primeiros modelos (ilha-continente e colonização interna) assumem que a probabilidade de extinção é independente da proporção de lugares ocupados. Agora, gostaríamos de considerar a possibilidade da extinção ser afetada por f. Como isso pode acontecer? Como anteriormente, assumimos que cada lugar produz um determinado excesso de propágulos que deixam o lugar de origem e chegam a outras populações. Se os propágulos chegarem a um lugar vazio, eles serão colonizadores potenciais. Se as condições forem boas, estes propágulos podem vir a estabelecer uma população reprodutiva no lugar. Mas os migrantes também podem chegar a lugares que estão ocupados e contribuir para o aumento da população que já estava estabelecida. Este aumento de N é o **efeito de resgate**, que pode evitar a extinção da população protegendo-a dos efeitos da estocasticidade demográfica e ambiental (ver Capítulo 1). O efeito de resgate é definido como a diminuição que ocorre na probabilidade de extinção quando aumenta o número de lugares ocupados – e conseqüentemente, aumenta o número de indivíduos disponíveis para reforçar os tamanhos populacionais locais.

O compromisso entre o número de propágulos que sai de um lugar e o número que chega de outros lugares não pode ser estritamente linear. Se tal acontecesse nunca se daria um efeito de resgate, porque a redução de p_e devida à imigração seria cancelada pelo aumento de p_e devido à emigração. No entanto, o efeito da perda de alguns indivíduos emigrantes sobre p_e pode ser irrelevante. Na verdade, se a migração for denso-dependente, os indivíduos que não migram para outros lugares podem ter reprodução e sobrevivência limitadas nos seus lugares de origem. Um modelo explícito do efeito de resgate deveria incluir os parâmetros N, p_e e migração, mas podemos captar a essência do efeito de resgate num modelo simples de metapopulação se assumirmos que:

$$p_e = e(1-f) \qquad \text{Expressão 4.12}$$

A Expressão 4.12 afirma que a probabilidade de extinção local diminui à medida que se ocupam mais lugares. e mede a força do efeito de resgate, porque determina o quanto p_e diminui por cada novo lugar ocupado. Repare que se todos os lugares estiverem ocupados ($f = 1$), a probabilidade de extinção local é zero. Isto é irrealista, porque mesmo numa paisagem saturada deveria haver algum risco de extinção subjacente. Mas para expressar essa extinção subjacente precisaríamos acrescentar mais um parâmetro ao modelo, o que o tornaria mais complicado. Optando pela simplicidade, vamos utilizar a Expressão 4.12. Se assumirmos uma chuva de propágulos externa em combinação com um efeito de resgate, podemos substituir a Expressão 4.12 no modelo geral (Equação 4.3):

$$\frac{df}{dt} = p_i(1-f) - ef(1-f) \qquad \text{Equação 4.7}$$

Tal como antes, igualamos a Equação 4.7 a zero e resolvemos para obter o valor de f no equilíbrio:

$$ef(1-f)=p_i(1-f) \qquad \text{Expressão 4.13}$$

$$ef = p_i \qquad \text{Expressão 4.14}$$

Dividindo ambos os lados por e:

$$\hat{f}=\frac{p_i}{e} \qquad \text{Equação 4.8}$$

Na presença de uma chuva de propágulos e de efeito de resgate, a metapopulação tem a sua persistência assegurada, tal como no modelo de ilha-continente. Na verdade, se o parâmetro de extinção (e) for menor que a probabilidade de colonização (p_i), a metapopulação ficará saturada no equilíbrio, com todos os lugares ocupados ($\hat{f} = 1$).

OUTRAS VARIAÇÕES

Uma última variação do nosso modelo de metapopulação simples, seria a combinação da colonização interna com o efeito de resgate. Neste caso, a metapopulação fica inteiramente isolada das influências externas; tanto a probabilidade de extinção como a de colonização são funções da proporção de lugares ocupados. A equação para este modelo resulta da substituição da Expressão 4.8 (colonização interna) e da Expressão 4.12 (efeito de resgate) na Equação 4.3 (modelo geral):

$$\frac{df}{dt}=if(1-f)-ef(1-f) \qquad \text{Equação 4.9}$$

No entanto, se você tentar igualar a Equação 4.9 a zero e resolver para f, descobrirá que não existe uma solução simples. Em vez disso, o "equilíbrio" depende dos valores relativos de i e e. Se $i > e$, a taxa de imigração [$if(1 - f)$] será sempre maior que a taxa de extinção [$ef(1 - f)$], como tal, a metapopulação crescerá até $f = 1$ (saturação da paisagem). Por outro lado, se $e > i$, a taxa de extinção será maior que a taxa de imigração e a metapopulação se reduzirá até $f = 0$. Se i e e variarem estocasticamente, a metapopulação pode flutuar entre esses dois pontos de equilíbrio (Hanski 1982). Finalmente, se i for igual a e, f permanecerá constante porque a taxa de imigração será sempre igual à taxa de

Tabela 4.1 Quatro modelos de metapopulação (Gotelli 1991).

		Extinção	
		Independente	*Mediada por efeito de resgate*
Colonização	*Externa ("chuva de propágulos")*	$\frac{df}{dt} = p_i(1-f) - p_e f$	$\frac{df}{dt} = p_i(1-f) - ef(1-f)$
	Interna	$\frac{df}{dt} = if(1-f) - p_e f$	$\frac{df}{dt} = if(1-f) - ef(1-f)$

extinção. Se alguma força externa provocar uma alteração de f, ele permanecerá constante no novo valor de equilíbrio. Chamamos a isto um **equilíbrio neutro**.

Os modelos de metapopulação que consideramos aqui trataram a colonização como sendo inteiramente interna ou externa. Da mesma forma, as extinções foram inteiramente independentes ou mediadas por um efeito de resgate (Tabela 4.1). Na realidade, estas quatro alternativas representam extremos de um contínuo. Provavelmente, na maioria das metapopulações, a colonização resulta de propágulos que tanto podem vir de dentro do sistema, como de uma fonte "continental" externa. Igualmente, a extinção pode ser afetada pela ação simultânea de forças internas e externas. Estes fatores podem ser incorporados num modelo de metapopulação mais geral, onde os quatro modelos desenvolvidos neste capítulo aparecem como casos particulares (Gotelli & Kelley 1993).

As derivações que apresentamos aqui mostram apenas a superfície da modelagem de metapopulações (Hanski & Gilpin 1991). Existem modelos de metapopulação que prevêem N diretamente, em vez de considerar só a presença ou ausência de populações. Também existem modelos de metapopulação que consideram pares de espécies, como dois competidores, ou um predador e sua presa. Em alguns casos, pode-se observar a coexistência regional de espécies que não podem coexistir localmente em populações fechadas. Noutros casos, a sujeição de populações locais à presença de predadores ou de competidores pode levar a extinções que não ocorreriam de outra forma. No Capítulo 7, regressaremos à consideração de sistemas "abertos" quando modelarmos a colonização de uma ilha por toda uma comunidade de espécies. Por agora, vamos retornar a nossos modelos simples de populações locais e incorporar os efeitos da competição (Capítulo 5) e da predação (Capítulo 6).

Exemplos Empíricos

A BORBOLETA-DE-SÃO-FRANCISCO

As populações da borboleta-de-São-Francisco (*Euphydryas editha bayensis*) ocorrem em manchas discretas que parecem organizadas numa grande metapopulação. Esta borboleta é relativamente especializada no seu habitat; as borboletas adultas emergem na primavera e as fêmeas preferem pôr seus ovos em uma planta de banana-da-terra anual, *Plantago erecta*. A planta hospedeira serve de alimento às larvas, que se alimentam por uma ou duas semanas e depois entram na diapausa de verão, um estado de repouso. As larvas voltam a se alimentar durante os meses frios e chuvosos de dezembro a fevereiro e depois deste período constroem casulos. *P. erecta* cresce nos prados do Norte da Califórnia em afloramentos rochosos de solos serpentinos, que servem de potenciais lugares para populações dessa espécie (Figura 4.3). As populações de borboleta-de-São-Francisco estão sendo estudadas nesta área ao longo de mais de 30 anos (Ehrlich et al. 1975).

Flutuações no estado de tempo podem perturbar a sincronia dos ciclos de vida da borboleta e da sua planta hospedeira, provocando extinções locais. Por exemplo, é sabido que pelo menos três populações de borboletas se extinguiram após a forte seca de 1975-1977 (Murphy & Ehrlich 1980). Algumas populações muito pequenas registradas em 1986 podem representar recolonizações recentes de lugares vazios (Harrison et al. 1988). A localidade de *Morgan Hill* é uma grande mancha de solo serpentino que suporta uma população de centenas ou milhares de borboletas. Devido à grande área e à diversidade topográfica da localidade, esta população sobreviveu à seca e provavelmente serviu de fonte de colonizadores para manchas vazias.

Em muitos aspectos, a metapopulação de borboletas-de-São-Francisco se assemelha ao modelo de ilha-continente, onde existe uma fonte de colonizadores persistente e externa. Embora nossos modelos de metapopulação simples assumam que todas as manchas são idênticas, claramente, não é esse o caso da borboleta-de-São-Francisco. As populações ocorrem com maior probabilidade em lugares próximos da população de *Morgan Hill*, com grandes áreas de vertente fresca voltada a Norte e com altas densidades da planta hospedeira (Harrison et al. 1988). Para efeitos de conservação, a preservação da população de *Morgan Hill* deve ser essencial, porque ela fornece colonizadores para outros lugares.

Por definição, os estudos de metapopulações requerem acesso a grandes extensões de terra. Embora vários pesquisadores tenham estudado a metapopulação de borboletas-de-São-Francisco ao longo de vários anos, deixou de ser possível recolher informações sobre muitas das manchas menores. As atitudes dos fazendeiros no Oeste dos Estados Unidos mudaram; muitos deles já não permitem a entrada de biólogos nas suas propriedades para monitorar as bor-

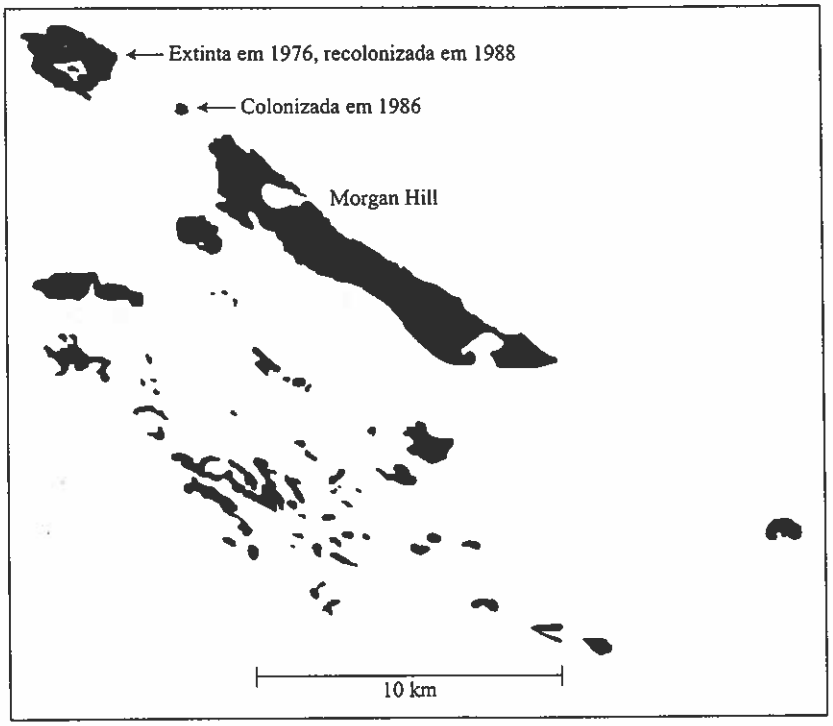


Figura 4.3 Distribuição de prados em solos serpentinos no Condado de Santa Clara, Califórnia. Estas manchas de habitat funcionam como potenciais lugares de populações da borboleta-de-São-Francisco (*Euphydryas editha bayensis*). A grande população de borboletas na localidade de *Morgan Hill* provavelmente serve como um reservatório contínuo de colonizadores para outras manchas menores, tal como no modelo de ilha-continente. (Baseado em Harrison et al. 1988.)

boletas (S. Harrison, comunicação pessoal). Alguns fazendeiros temem que a descoberta de uma espécie ameaçada na sua fazenda elimine seus direitos sobre a propriedade.

BESOUROS CARABÍDEOS EM BREJOS DA HOLANDA

Nem todas as populações ocorrem em manchas bem definidas, como no caso da borboleta-de-São-Francisco. As populações podem se organizar em metapopulações mesmo na ausência de manchas de habitat. Um conjunto de populações de besouros carabídeos do Norte da Holanda, foi monitorado com armadilhas de *pitfall* durante mais de 35 anos (den Boer 1981). Marcação radioativa revelou que a maioria dos indivíduos se desloca muito pouco. Por exemplo, 90% dos

indivíduos da espécie *Pterostichus versicolor* se moveram menos de 100 metros por dia. Conseqüentemente, mesmo que dois lugares estejam separados por uma distância relativamente curta, eles podem conter subpopulações diferentes conectadas pela migração.

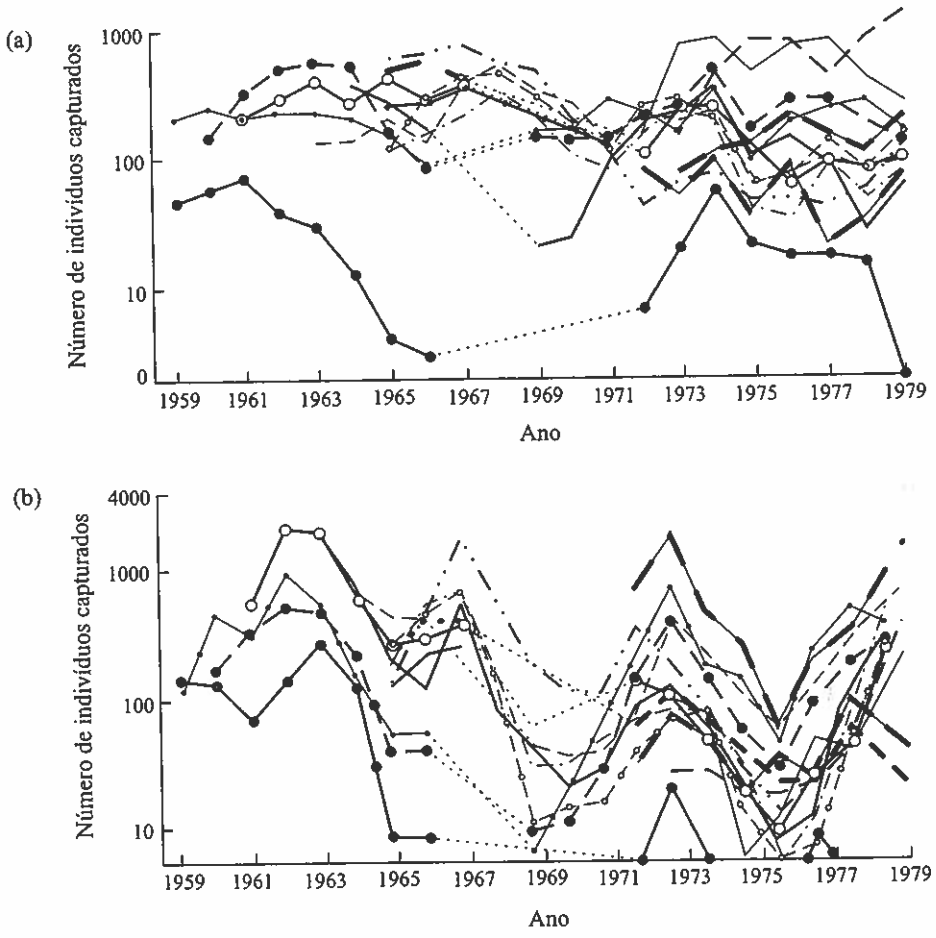


Figura 4.4 (a) Dinâmica de metapopulação do besouro terrestre *Pterostichus versicolor* em brejos do Norte da Holanda. Cada símbolo representa o percurso de uma população na área de estudo. Note a grande variedade de dinâmicas populacionais e a relativa raridade de extinções locais. As linhas interrompidas indicam intervalos sem amostragem. Linhas que tocam o eixo dos *x* indicam extinções locais. Em qualquer intervalo de tempo, sempre tem alguma população crescendo e fornecendo migrantes que evitam a extinção de outras populações em declínio. (b) Dinâmica de metapopulação do besouro terrestre *Calathus melanocephalus* em brejos do Norte da Holanda. Ao contrário de *P. versicolor*, as populações de *C. melanocephalus* tendem a flutuar em sincronia. Conseqüentemente, não existem áreas "fonte" para resgatar as populações em declínio, fazendo com que as extinções locais sejam mais freqüentes. (Baseado em den Boer 1981.)

A Figura 4.4a mostra o tamanho de 19 populações de *P. versicolor* que foram estudadas durante 21 anos. Embora as populações tenham flutuado de forma assincrônica, não se registrou praticamente nenhuma extinção durante o período de estudo. Isto aconteceu porque, a qualquer momento, havia sempre algumas populações aumentando e servindo de **populações fonte** que evitavam a extinção de outras populações em declínio, ou **populações sumidouro**. Em contrapartida, as flutuações da espécie *Calathus melanocephalus* durante o mesmo período foram muito mais sincronizadas (Figura 4.4b). Conseqüentemente, por vezes as condições eram uniformemente ruins para todas as populações. Nestas ocasiões, não existiam populações fonte e então as populações se extinguiram com muito mais freqüência. Como cada população de *C. melanocephalus* se comportava de forma semelhante, o risco de extinção era alto. No caso de *P. versicolor*, como cada população se comportava de forma diferente, a metapopulação efetivamente distribuía o risco de extinção. Continuamos sem entender porque a dinâmica populacional destes dois besouros é tão diferente, mas está claro que a estrutura da metapopulação afeta a probabilidade de extinção local e talvez a persistência da metapopulação em longo prazo.

Problemas

4.1 Você está estudando uma espécie de formiga-leão linda e rara. As populações da formiga-leão ocorrem num conjunto de ilhas e numa área continental adjacente que serve permanentemente como origem de colonizadores. Pode assumir que o continente é a única fonte de colonizadores e que as extinções nas ilhas ocorrem independentemente umas das outras.

a. Considerando $p_i = 0{,}2$ e $p_e = 0{,}4$, calcule a proporção de ilhas ocupadas no equilíbrio.

*b. Um empreendedor pretende pavimentar toda a área continental para construir um condomínio fechado. Para apaziguar os ambientalistas da região ele promete proteger as ilhas como uma "reserva natural da formiga-leão". Assumindo que $p_e = 0{,}4$ e $i = 0{,}2$, preveja o destino das populações das ilhas após a eliminação da população continental.

4.2 Uma população de 100 rãs, ameaçada, ocupa um único lago. Uma das propostas para conservar esta população consiste em subdividi-la em três populações de 33 rãs, colocando cada uma num lago diferente. Com base em seus estudos de demografia, você sabe que ao reduzir uma população de 100 para 33 rãs você aumentará o risco anual de extinção de 10% para 50%. No curto prazo, qual será a melhor estratégia, manter uma população única ou dividi-la em três?

*4.3 Imagine uma metapopulação com chuva de propágulos e efeito de resgate. Os parâmetros são $p_i = 0{,}3$ e $e = 0{,}5$. Quarenta por cento dos lugares estão ocupados. A metapopulação está se expandindo ou se contraindo?

* Problema avançado

CAPÍTULO 5

Competição

Apresentação e Previsões do Modelo

INTERAÇÕES COMPETITIVAS

Os Capítulos 1 a 4 examinaram o crescimento de uma só população. Apesar de não termos excluído a possibilidade de outras espécies serem relevantes, também não escrevemos equações explícitas para as populações de predadores, presas, ou competidores. Em vez disso, incorporamos os efeitos de outras espécies em constantes como K, a capacidade de suporte do meio (Capítulo 2), ou p_e, a probabilidade de extinção local da população (Capítulo 4). Neste capítulo, vamos incluir uma segunda população, de uma espécie competidora, e modelar o crescimento das duas populações em interação.

Antes de apresentar o modelo, precisamos definir exatamente o que queremos dizer com "competição". **Interações competitivas** são aquelas em que duas espécies afetam negativamente a taxa de crescimento populacional uma da outra, cada uma limitando o tamanho populacional da outra. Esta definição geral engloba uma variedade de interações populacionais. **Competição por exploração** ocorre quando duas populações se limitam mutuamente através do uso de um recurso comum, como alimento ou nutrientes. Por exemplo, peixes tropicais que se alimentam do mesmo tipo de alga, ou plantas de deserto que competem por uma quantidade limitada de água.

Competição por interferência ocorre quando um indivíduo ou população se comportam de uma forma que leva à redução da eficiência de exploração de recursos por outro indivíduo ou população. Por exemplo, pássaros que mantém territórios de nidificação bem definidos, e colônias de formigas que matam invasores de áreas de alimentação. Até certas plantas entram numa forma de competição por interferência, chamada **alelopatia**. Muitas plantas, em particular ervas aromáticas, libertam compostos químicos tóxicos que tornam o solo venenoso para as suas competidoras. O elemento chave na competição por interferência é que as espécies se suprimem mutuamente de forma direta, e não apenas indiretamente através do uso de recursos.

A competição por interferência disponibiliza mais recursos para consumo do vencedor, de forma que ela pode evoluir como uma adaptação quando a competição por exploração é forte. Para entender estes dois tipos de interação, imagine que a competição por exploração acontece quando você e uma amiga estão sentadas à mesma mesa tomando a mesma vitamina com canudinhos diferentes. A "vencedora" na competição por exploração é aquela que toma mais vitamina. Competição por interferência é quando você se levanta e fura o canudinho da parceira!

Competição por exclusão é uma terceira categoria que tem elementos tanto de exploração como de interferência. Na competição por exclusão, o recurso em disputa é o espaço. Por exemplo, aves que utilizam cavidades em árvores para nidificar, e algas intertidais que precisam aderir a paredes de rocha firme com-

petem por exclusão. Ao contrário de alimentos ou nutrientes, que são usados por exploração, o espaço é um recurso renovável que pode ser "reciclado" - logo que um organismo morre ou abandona o lugar, o espaço fica imediatamente disponível para o uso de outros indivíduos.

Precisamos entender, não só os mecanismos de competição, mas também o quanto a competição ocorre dentro de, e entre espécies. A **competição intra-específica** é a competição que ocorre entre indivíduos da mesma espécie. A equação logística (Equação 2.1) é um modelo de competição intra-específica porque nela a taxa de crescimento diminui à medida que a sobrepopulação se agrava. A **competição inter-específica** é a competição entre indivíduos de duas ou mais espécies diferentes. Neste capítulo vamos construir um modelo de competição interespecífica que é uma extensão direta da equação logística.

O MODELO DE COMPETIÇÃO DE LOTKA-VOLTERRA

Nos anos 20 e 30 do século XX, Alfred J. Lotka (1880–1949) e Vito Volterra (1860–1940) descreveram um modelo matemático de competição interespecífica que ainda hoje é a base dos estudos de competição em ecologia. O modelo é muito simples e trata das populações de duas espécies competidoras, que designaremos por N_1 e N_2. Cada população cresce logisticamente, com a sua própria taxa intrínseca de crescimento (r_1 ou r_2) e a sua própria capacidade de suporte (K_1 ou K_2). Tal como no modelo logístico, o crescimento populacional é reduzido pela competição intra-específica:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1}{K_1} \right) \qquad \text{Expressão 5.1}$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2}{K_2} \right) \qquad \text{Expressão 5.2}$$

No nosso novo modelo, a taxa de crescimento populacional vai ainda ser afetada pela presença de uma segunda espécie. Por enquanto, assuma que o crescimento é reduzido por uma função (f) do número de indivíduos competidores:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - f(N_2)}{K_1} \right) \qquad \text{Expressão 5.3}$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - f(N_1)}{K_2} \right) \qquad \text{Expressão 5.4}$$

Estas expressões mostram que a taxa de crescimento populacional é afetada tanto pela competição intra-específica como pela interespecífica. Existem muitas funções complicadas para integrar nas Expressões 5.3 e 5.4, mas a fórmula mais simples consiste em multiplicar o tamanho da população do competidor por um número constante:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1} \right) \qquad \text{Equação 5.1}$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2} \right) \qquad \text{Equação 5.2}$$

COEFICIENTES DE COMPETIÇÃO

Os **coeficientes de competição** α e β são essenciais para a compreensão do modelo de Lotka-Volterra. α é uma medida do efeito da espécie 2 sobre o crescimento da espécie 1. Se $\alpha = 1$, os indivíduos das duas espécies serão intercambiáveis - cada um terá o mesmo efeito de redução no crescimento da espécie 1. Por outro lado, suponha que $\alpha = 4$. Cada indivíduo da espécie 2 adicionado ao ambiente, reduzirá o crescimento de N_1 tanto quanto a adição de quatro indivíduos da espécie 1. Isto é, α é uma medida da importância relativa da competição inter e intra-específica *por indivíduo*. Se $\alpha > 1$, o efeito per capita da competição interespecífica é maior que o efeito per capita da competição intra-específica. Se $\alpha < 1$, a competição intra-específica é mais importante: o crescimento populacional da espécie 1 é mais afetado pela adição de um indivíduo de N_1 do que pela adição de um indivíduo da espécie competidora. Finalmente, repare que se $\alpha = 0$, não há efeito da competição e a Equação 5.1 fica reduzida à equação logística para uma só espécie (Equação 2.1). Assim, podemos definir α como o efeito per capita da espécie 2 sobre o crescimento populacional da espécie 1, *relativamente ao efeito da espécie 1*.

A interpretação de β segue um raciocínio semelhante; β é o efeito per capita da espécie 1 sobre o crescimento populacional da espécie 2, medido em unidades da espécie 2. É importante entender que α e β não precisam ter os mesmos valores. Na natureza, os efeitos da competição são freqüentemente assimétricos - adicionar um indivíduo de uma espécie pode reduzir severamente o crescimento populacional de outra espécie, ao passo que o contrário pode não ser verdade. Apesar das duas espécies do nosso modelo coexistirem na mesma localidade, note que cada uma delas tem a sua capacidade de suporte (K_1 e K_2) e a sua taxa intrínseca de crescimento (r_1 e r_2). Embora r_1 e r_2 não afetem o resultado da competição neste modelo, veremos na próxima seção que as capacidades de suporte

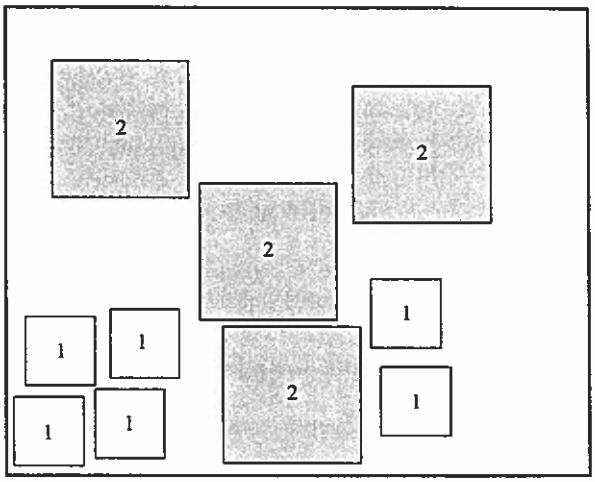


Figura 5.1 Uma analogia gráfica da competição interespecífica. A moldura quadrada exterior representa a capacidade de suporte da espécie 1 (K_1). Cada indivíduo, representado por um azulejo, consome uma porção dos recursos limitados disponíveis. Os indivíduos da espécie 2 reduzem a disponibilidade de recursos quatro vezes mais do que os indivíduos da espécie 1. Por isso, os azulejos da espécie 2 são quatro vezes maiores que os da espécie 1 e $\alpha = 4{,}0$. (baseado em Krebs 1985.)

e os coeficientes de competição são cruciais na determinação da coexistência entre espécies.

Para entender melhor α e β vamos retomar a analogia que desenvolvemos no Capítulo 2 (Krebs 1985): a capacidade de suporte do ambiente para a espécie 1 é como uma moldura quadrada onde cabe um número limitado de azulejos (indivíduos). No modelo de competição, os azulejos têm dois tamanhos diferentes, representando as duas espécies (Figura 5.1). Continuando a analogia, α é a área relativa dos dois azulejos. Por exemplo, se $\alpha = 4$, um único indivíduo da espécie 2 consumirá uma porção dos recursos quatro vezes maior do que um único indivíduo da espécie 1. Logo, um azulejo da espécie 2 terá quatro vezes mais área que um azulejo da espécie 1. No equilíbrio, a moldura é ocupada por uma mistura dos dois tipos de azulejo. Na próxima seção, vamos determinar estas densidades no equilíbrio.

SOLUÇÕES DE EQUILÍBRIO

Como em todas as análises anteriores, encontramos as densidades populacionais no equilíbrio ($\hat{N}$) igualando as equações diferenciais a zero e resolvendo para N:

$$\hat{N}_1 = K_1 - \alpha N_2 \qquad \text{Equação 5.3}$$

$$\hat{N}_2 = K_2 - \beta N_1 \qquad \text{Equação 5.4}$$

Estes resultados fazem sentido. O equilíbrio para N_1 é a capacidade de suporte para a espécie 1 (K_1), reduzida numa determinada porção devido à presença da espécie 2 (αN_2). Mas é difícil colocar valores nestas equações – o equilíbrio para a espécie 1 depende do equilíbrio para a espécie 2 e vice versa! Para sair do impasse podemos introduzir o equilíbrio para N_2 na Equação 5.3, e a resposta será inteiramente em termos de N_1:

$$\hat{N}_1 = K_1 - \alpha(K_2 - \beta \hat{N}_1) \qquad \text{Expressão 5.5}$$

Da mesma forma, podemos substituir o equilíbrio de N_1 na Equação 5.4:

$$\hat{N}_2 = K_2 - \beta(K_1 - \alpha \hat{N}_2) \qquad \text{Expressão 5.6}$$

Para cada uma destas expressões, fazemos a multiplicação, passamos todos os termos com N para o lado esquerdo e por fim, chegamos às soluções:

$$\hat{N}_1 = \frac{K_1 - \alpha K_2}{1 - \alpha\beta} \qquad \text{Equação 5.5}$$

$$\hat{N}_2 = \frac{K_2 - \beta K_1}{1 - \alpha\beta} \qquad \text{Equação 5.6}$$

Note que, para que ambas as espécies tenham um tamanho populacional de equilíbrio superior a zero, o denominador de cada expressão normalmente terá de ser maior que zero. Assim, costuma-se verificar que o produto $\alpha\beta$ tem que ser inferior a 1 para que as espécies coexistam.

O ESPAÇO DE FASE

Embora as Equações 5.5 e 5.6 mostrem as condições de equilíbrio para os modelos de competição de Lotka-Volterra, elas não dão muita informação sobre a dinâmica da interação competitiva, nem explicam se estes pontos de equilíbrio são ou não são estáveis.

Podemos entender muito melhor estas equações se as representarmos num **espaço de fase**, um tipo especial de gráfico. No espaço de fase, o eixo dos x representa a abundância da espécie 1 e o eixo dos y representa a abundância da espécie 2. À primeira vista, este gráfico é difícil de entender, mas ele é uma ferramenta importante nos modelos com várias espécies. Vamos usá-lo novamente no Capítulo 6, quando explorarmos os modelos de predador-presa.

Qual é o significado de um ponto no espaço de fase? Um ponto neste gráfico representa a *combinação de abundâncias* da espécie 1 e da espécie 2. A abundância da espécie 1 é lida desde o eixo dos x e a abundância da espécie 2 é lida desde o eixo dos y. Se os pontos caírem no eixo dos x, isto significa que apenas a espécie 1 está presente e que a abundância da espécie 2 é zero. Para pontos no eixo dos y, apenas a espécie 2 está presente. Desta forma, o conjunto de todos os pontos do gráfico representa todas as combinações de espécie 1 e espécie 2 que se podem obter.

Vamos usar o retrato de fase para entender a dinâmica populacional de dois competidores. Imagine duas populações competidoras cujas populações vão mudando de tamanho ao longo do tempo. Em cada ponto no tempo, podemos representar as suas abundâncias com um único ponto no espaço de fase (Figura 5.2a). À medida que as duas populações mudam de tamanho (Figura 5.2b), vamos desenhando uma linha no espaço de fase. O ponto de equilíbrio final corresponde ao final desta linha e se uma das espécies se extinguir, este ponto cairá sobre um dos eixos do espaço de fase.

Como podemos usar o espaço de fase para entender melhor as equações de Lotka-Volterra? Vamos começar por representar a Equação 5.3 no espaço de fase. A Equação 5.3 é a solução de equilíbrio para a espécie 1 e o seu gráfico é uma linha reta. Este gráfico representa as combinações das abundâncias da espécie 1 e da espécie 2 para as quais o crescimento da espécie 1 é zero. Em qualquer ponto desta linha, a capacidade de suporte da espécie 1 está inteiramente "preenchida" por indivíduos de ambas as espécies. Esta linha é uma **isoclina**: um conjunto de abundâncias para as quais a taxa de crescimento (dN/dt) de uma das espécies é zero.

A isoclina da espécie 1 cruza os eixos do retrato de fase em dois pontos. A interseção com o eixo dos x coincide com o valor de K_1. Este ponto de equilíbrio representa o caso em que a espécie 2 está ausente e a espécie 1 cresceu até à sua própria capacidade de suporte. O outro ponto é a interseção com o eixo dos y. Aqui, a espécie 1 está essencialmente extinta e a sua capacidade de suporte está inteiramente preenchida com indivíduos da espécie 2. A solução de equilíbrio neste ponto é de K_1/α indivíduos da espécie 2 e zero indivíduos da espécie 1. Entre estes dois extremos existem combinações das duas espécies que caem sobre a isoclina (Figura 5.3).

A isoclina da espécie 1 divide o espaço de fase em duas regiões. À esquerda, a combinação de abundâncias de N_1 e N_2 é inferior à capacidade de suporte da espécie 1, logo, a espécie 1 aumenta. No retrato de fase, o aumento de N_1 é representado por uma seta *horizontal* apontando para a direita. A seta é horizontal porque a abundância da espécie 1 está representada no eixo dos x. Quando trabalhar no espaço de fase, preste bem atenção à espécie cuja isoclina você está representando. Qualquer ponto à esquerda da isoclina da espécie 1 origina uma seta orientada para a direita. Nestas circunstâncias, sabemos que a espécie 1 terá uma taxa de crescimento positiva e o tamanho da sua população

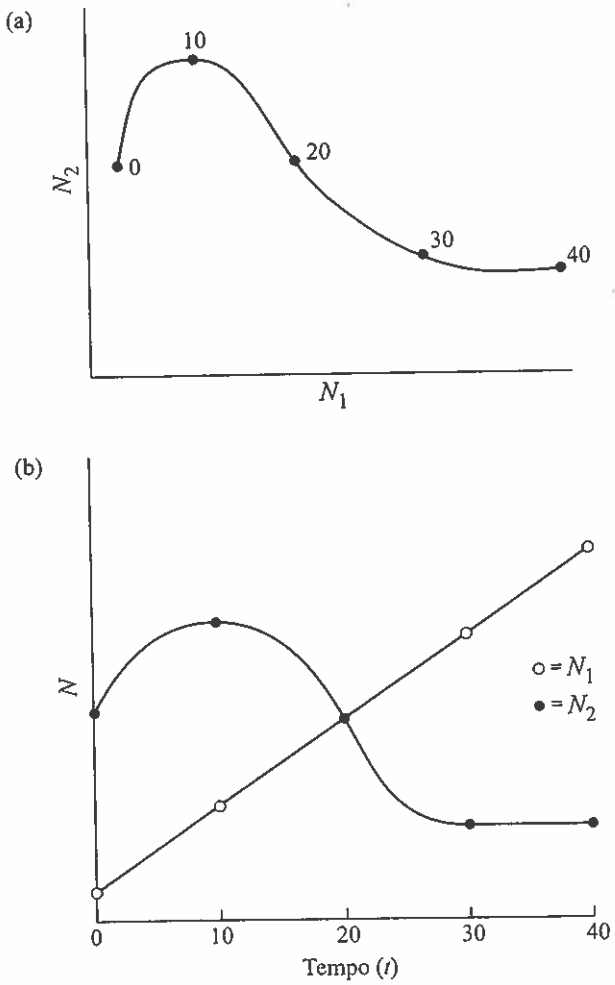


Figura 5.2 (a) Um espaço de fase. Os eixos do espaço de fase são as abundâncias das duas espécies (N_1 e N_2). À medida que as abundâncias mudam no tempo, desenha-se uma curva da esquerda para a direita. Os números junto à curva indicam o tempo, começando em 0 e terminando em 40. (b) Tradução do espaço de fase em (a). Representa-se as abundâncias de cada espécie lidas no espaço de fase, ao longo do tempo. Note que a espécie 2 começa por aumentar e depois diminui, enquanto que a espécie 1 apresenta um aumento populacional contínuo.

aumentará. Em contrapartida, se estivermos à direita da isoclina, a combinação das abundâncias de N_1 e N_2 excede a capacidade de suporte de N_1. Neste caso, a taxa de crescimento de N_1 será negativa, e a população diminuirá. O decréscimo é representado no espaço de fase através de uma seta horizontal apontando para a esquerda. Finalmente, se estivermos num ponto exatamente sobre a isoclina, N_1 não aumenta nem diminui, e não há movimento na horizontal.

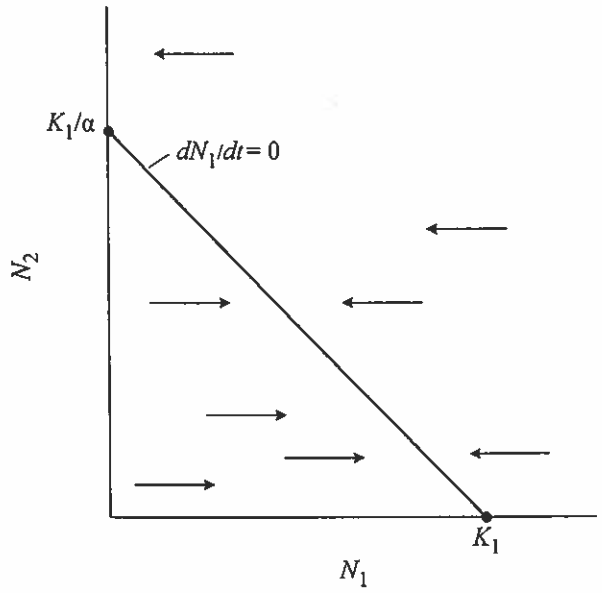


Figura 5.3 Isoclina linear para a espécie 1 no modelo de competição de Lotka-Volterra. A isoclina define combinações de abundâncias para as quais a espécie 1 apresenta crescimento zero. Nos pontos à esquerda desta linha, a população da espécie 1 aumenta, de acordo com as setas horizontais apontando para a direita. Para os pontos à direita da linha, a combinação de abundâncias da espécie 1 e espécie 2 excede a isoclina da espécie 1, por isso a sua população diminui, de acordo com as setas apontando para a esquerda.

Agora representemos a isoclina da espécie 2 no espaço de fase. A isoclina da espécie 2 intersecta o eixo dos *y* no valor K_2 e intersecta o eixo dos *x* no valor K_2/β. No primeiro caso, a espécie 1 está ausente e a espécie 2 cresceu até atingir a sua capacidade de suporte. No segundo caso, é a espécie 2 que está ausente e a sua capacidade de suporte é ocupada por K_2/β indivíduos da espécie 1. Mais uma vez, a isoclina da espécie 2 divide o espaço em duas regiões. Se estivermos abaixo da isoclina, a combinação de abundâncias de N_1 e N_2 é inferior a K_2 e N_2 aumentará. Como a espécie 2 está no eixo dos *y*, o crescimento positivo da espécie 2 é representado no espaço de fase através de uma seta *vertical* apontada para cima. De forma semelhante, se estivermos acima da isoclina, a capacidade de suporte da espécie 2 terá sido excedida; neste caso a população decresce, representada por uma seta apontada para baixo (Figura 5.4).

É importante assimilar que o crescimento populacional de cada espécie é ditado por uma só isoclina. Representando as duas isoclinas juntas no mesmo espaço de fase podemos entender a dinâmica da competição entre duas espécies. Está claro que, utilizando diferentes valores de K_1, K_2, α e β, poderíamos representar um número infinito de isoclinas. Felizmente, só existem quatro formas qualitativamente diferentes de representar estas linhas. Os quatro padrões representam os quatro cenários que podem resultar das equações de Lotka-Volterra.

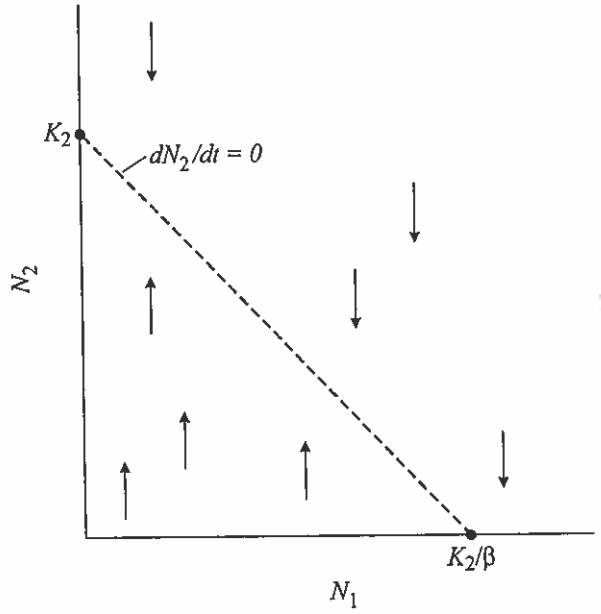


Figura 5.4 A isoclina da espécie 2 no modelo de competição de Lotka-Volterra. Note que, para a espécie 2 as setas estão orientadas verticalmente, já que a abundância desta espécie está representada no eixo dos *y* do espaço de fase.

SOLUÇÕES GRÁFICAS PARA O MODELO DE COMPETIÇÃO DE LOTKA-VOLTERRA

Cenário 1: A espécie 1 vence a competição. A Figura 5.5 mostra uma configuração possível das isoclinas no espaço de fase: a isoclina da espécie 1 está inteiramente acima da isoclina da espécie 2. Neste caso, o espaço de fase está dividido em três regiões. Na região de baixo, à esquerda, estamos sob as isoclinas de ambas as espécies e ambas as espécies podem aumentar. Isto é representado por duas setas unidas na base, uma horizontal e a outra vertical. O deslocamento conjunto das duas populações é representado pelo vetor soma, uma seta que aponta para o canto superior direito do gráfico. Inversamente, se estivermos na parte superior direita do espaço de fase, estaremos acima das isoclinas de ambas as espécies. Ambas as populações diminuirão e o vetor soma apontará para a origem do gráfico.

A situação fica mais interessante na região entre as isoclinas. Aqui, estamos *abaixo* da isoclina da espécie 1, logo a sua população aumenta de tamanho e a seta horizontal aponta para a direita. No entanto, estamos *acima* da isoclina da espécie 2, por isso a sua população diminui e a seta vertical aponta para baixo. O vetor soma aponta para baixo e para a direita, o que leva a população em di-

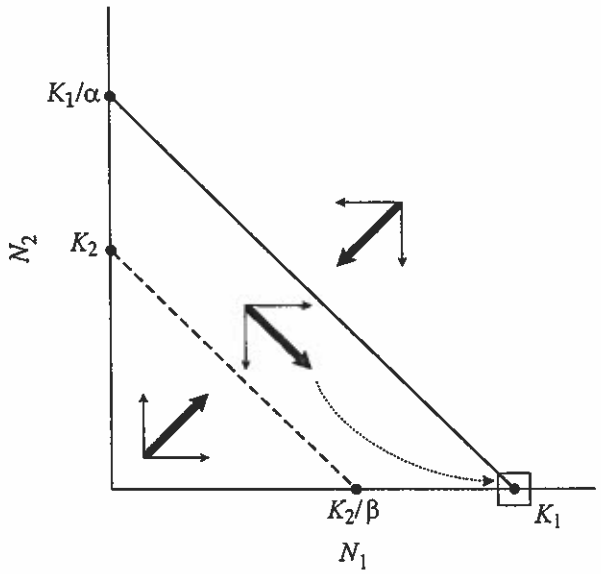


Figura 5.5 Cenário 1: Exclusão competitiva da espécie 2 pela espécie 1. As setas finas apontam as trajetórias de cada população, enquanto as setas grossas mostram o vetor soma do movimento. A competição resulta na exclusão da espécie 2 e num equilíbrio com a espécie 1 na sua capacidade de suporte. A caixa indica um ponto de equilíbrio estável.

reção à capacidade de suporte da espécie 1. Eventualmente, a espécie 2 diminui até à extinção, e a espécie 1 aumenta até K_1. Note que, independentemente da combinação inicial de abundâncias, as setas sempre apontam em direção a este resultado. Se a isoclina da espécie 1 fica acima da isoclina da espécie 2, a espécie 1 sempre ganha a competição e a espécie 2 se extingue.

Cenário 2: A espécie 2 vence a competição. Se representarmos a isoclina da espécie 2 acima daquela da espécie 1 invertemos as condições do cenário 1 e a espécie 2 vence a competição (Figura 5.6). A única diferença entre os gráficos está na orientação do vetor na região entre as isoclinas. Neste caso, estamos *acima* da isoclina da espécie 1, o que origina uma seta horizontal para a esquerda, mas estamos *abaixo* da isoclina da espécie 2, o que origina uma seta vertical apontada para cima. O vetor soma aponta para cima e para a esquerda, levando-nos para o ponto de equilíbrio em K_2, onde N_1 se extingue.

Cenário 3: Coexistência com equilíbrio estável. Os dois cenários restantes são um pouco mais complexos porque envolvem isoclinas que se cruzam, dividindo o espaço de fase em quatro regiões. De qualquer forma, a análise é exatamente a mesma. Trata-se simplesmente de representar os vetores em cada uma das regiões para determinar o resultado da interação (Figura 5.7). Primeiro, note que, como as duas isoclinas se cruzam, terá de haver um ponto de equilíbrio – o cruzamento das isoclinas representa uma combinação de abundâncias na qual a

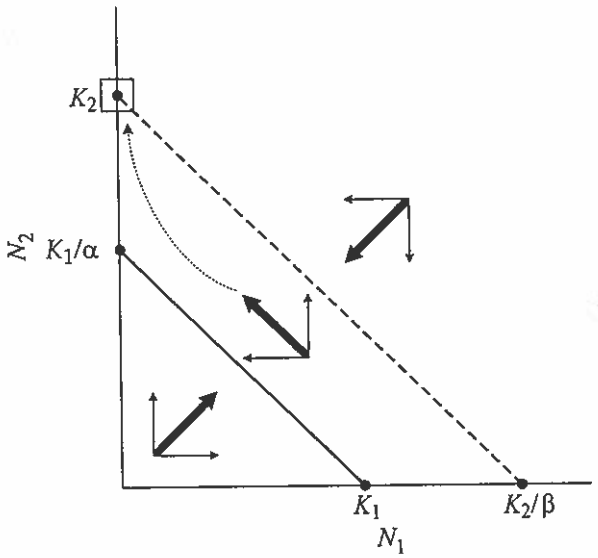


Figura 5.6 Cenário 2: Exclusão competitiva da espécie 1 pela espécie 2.

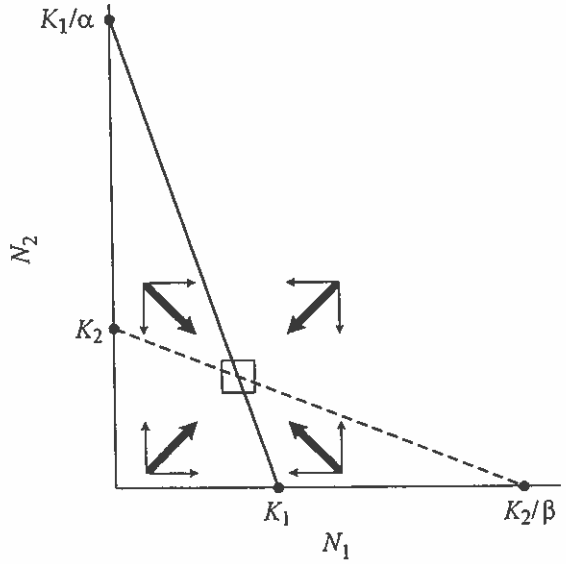


Figura 5.7 Cenário 3: Coexistência num equilíbrio estável. As duas isoclinas se cruzam e os vetores soma apontam em direção ao ponto de equilíbrio. O equilíbrio é estável porque se as populações forem deslocadas, elas sempre regressam aos seus tamanhos de equilíbrio.

espécie 1 *e* a espécie 2 atingiram crescimento zero. A análise do espaço de fase revela se este ponto de equilíbrio é estável ou instável.

Tal como nos dois exemplos anteriores, a região próxima à origem do gráfico é uma região de crescimento conjunto das duas espécies, enquanto que a região do extremo superior direito é uma região de diminuição conjunta. Nestas duas regiões, os vetores soma apontam para o equilíbrio no ponto de interseção. Na região inferior direita do gráfico, estaremos *acima* da isoclina da espécie 1, mas *abaixo* da isoclina da espécie 2. Aqui, o vetor soma aponta para o centro, enquanto N_1 diminui ao longo do eixo horizontal, e N_2 aumenta ao longo do eixo vertical. Finalmente, na região superior esquerda do gráfico estamos *acima* da isoclina da espécie 2, mas *abaixo* da isoclina da espécie 1, e o vetor soma aponta novamente para o centro.

Este é um **equilíbrio estável** no qual todos os caminhos levam a Roma – independentemente das abundâncias iniciais das duas espécies, ambas as populações se movem em direção ao valor de equilíbrio conjunto. Apesar do equilíbrio ser estável e as duas espécies coexistirem, note que cada espécie se mantém numa abundância inferior àquela que atingiria na ausência da sua competidora. A competição reduz o tamanho populacional de cada espécie, mas nenhuma das espécies consegue levar a outra à extinção.

Cenário 4: Exclusão competitiva com equilíbrio instável. Este último caso é aquele em que as isoclinas se cruzam na posição oposta à do cenário 3 (Figura 5.8). Mais uma vez, ambas as populações aumentam no setor próximo à origem,

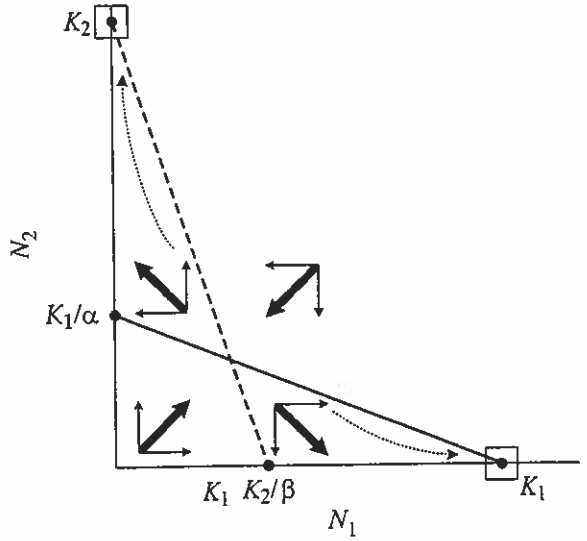


Figura 5.8 Cenário 4: Exclusão competitiva num equilíbrio instável. As duas isoclinas se cruzam novamente e formam um ponto de equilíbrio. No entanto, os vetores soma apontam para longe do equilíbrio. Se as populações forem perturbadas, uma das espécies vencerá a competição, dependendo das abundâncias iniciais.

e ambas as populações diminuem na região superior direita. Mas nas outras duas regiões do retrato de fase, o padrão é distinto. Na região inferior direita, estamos *abaixo* da isoclina da espécie 1, mas *acima* da isoclina da espécie 2. Nesta região do gráfico, as populações se *afastam* do equilíbrio conjunto, em direção a K_1. Da mesma forma, na quarta região do retrato de fase, estamos *acima* da isoclina para N_1, mas *abaixo* para N_2. As populações se afastam do equilíbrio conjunto em direção a K_2.

O cenário 4 representa um **equilíbrio instável**. Se as populações forem afastadas do equilíbrio conjunto, eventualmente elas acabarão numa das duas regiões do gráfico que resultam em exclusão competitiva. A longo prazo, nunca haverá coexistência, uma das espécies será sempre levada à extinção pela competição. No entanto, é difícil prever quem vence. A população que estiver em vantagem numérica será provavelmente a vencedora, mas o resultado da competição depende das posições iniciais no espaço de fase e da relação entre as taxas de crescimento dos dois competidores (r_1 e r_2).

O PRINCÍPIO DA EXCLUSÃO COMPETITIVA

Agora que compreendemos as quatro soluções gráficas das equações de Lotka-Volterra, vamos olhar novamente as soluções algébricas. Podemos argumentar que a espécie 1 sempre persistirá se ela conseguir crescer nas piores circunstâncias possíveis. O pior possível para a espécie 1 é que a sua abundância seja quase zero ($N_1 \approx 0$) e que a abundância da sua competidora esteja próxima à capacidade de suporte ($N_2 \approx K_2$). Se N_1 consegue atingir um crescimento per capita positivo $[(dN_1 / dt)\ (1 / N_1) > 0]$ nestas circunstâncias, ela deverá persistir sempre (MacArthur 1972). Introduzindo estas condições na Equação 5.1 obtemos:

$$\left(\frac{dN_1}{dt}\right)\left(\frac{1}{N_1}\right) = r_1\left(\frac{K_1 - 0 - \alpha K_2}{K_1}\right) \qquad \text{Expressão 5.7}$$

Como r_1 é sempre positivo, para que N_1 aumente será necessário que:

$$\frac{K_1 - \alpha K_2}{K_1} > 0 \qquad \text{Expressão 5.8}$$

Esta desigualdade se reduz a:

$$\frac{K_1}{K_2} > \alpha \qquad \text{Expressão 5.9}$$

Para que a espécie 1 invada com sucesso, a razão das capacidades de suporte tem que exceder o efeito competitivo da espécie 2 sobre a espécie 1. Em outras

palavras, se a espécie 2 for uma competidora forte, a espécie 1 necessita de uma capacidade de suporte relativamente grande para persistir.

Usando a Equação 5.2, podemos seguir um raciocínio semelhante para chegar à seguinte desigualdade sobre a persistência da espécie 2:

$$\frac{K_2}{K_1} > \beta \qquad \text{Expressão 5.10}$$

Se invertermos a desigualdade, esta fica diretamente comparável com a Expressão 5.9:

$$\frac{1}{\beta} > \frac{K_1}{K_2} \qquad \text{Expressão 5.11}$$

Agora temos expressões para a persistência ou não-persistência de N_1, assim como para a persistência ou não-persistência de N_2. A junção destas expressões gera quatro desigualdades algébricas que definem as quatro soluções gráficas das equações de Lotka-Volterra. Por exemplo, se a espécie 1 pode persistir ($K_1/K_2 > \alpha$), mas a espécie 2 não pode ($1/\beta < K_1/K_2$), temos as condições para o cenário 1, onde a espécie 1 sempre vence a competição. Se ambas as espécies conseguem persistir, temos a coexistência estável do cenário 3, enquanto que, se nenhuma das espécies consegue persistir sempre, temos o equilíbrio instável do cenário 4 (Tabela 5.1).

Estas desigualdades nos dão uma perspectiva sobre um dos ditames mais duradouros da ecologia, o **princípio da exclusão competitiva**. Em poucas palavras, o princípio diz que "competidores perfeitos não podem coexistir" (Hardin 1960). Em outras palavras, para que duas espécies possam existir, terá de existir alguma diferença na forma como elas usam os recursos (Gause 1934).

Se duas espécies usam os recursos de uma forma muito semelhante, então α e β têm de ser muito próximos de 1. Suponha que, por exemplo, $\alpha = \beta = 0{,}9$. Pela desigualdade na Tabela 5.1, a coexistência exige que:

$$\frac{1}{0{,}9} > \frac{K_1}{K_2} > 0{,}9 \qquad \text{Expressão 5.12}$$

$$1{,}1 > \frac{K_1}{K_2} > 0{,}9 \qquad \text{Expressão 5.13}$$

Logo, se as duas espécies utilizarem os recursos de uma forma muito semelhante, existe apenas uma pequeníssima faixa de capacidades de suporte que permitem a coexistência. Em contrapartida, suponha que $\alpha = \beta = 0{,}2$, indicando que

Tabela 5.1 Desigualdades algébricas que definem a persistência das espécies e o resultado da competição de acordo com as equações de Lotka-Volterra.

(a)

Desigualdade	*Resultado*
$\frac{K_1}{K_2} > \alpha$	Espécie 1 invade
$\frac{K_1}{K_2} < \alpha$	Espécie 1 não invade
$\frac{K_1}{K_2} < \frac{1}{\beta}$	Espécie 2 invade
$\frac{K_1}{K_2} > \frac{1}{\beta}$	Espécie 2 não invade

(b)

Espécie 1 persiste	*Espécie 2 persiste*	*Desigualdade*	*Resultado*
Sim	Não	$\frac{1}{\beta} < \frac{K_1}{K_2} > \alpha$	Espécie 1 ganha (Cenário 1)
Não	Sim	$\frac{1}{\beta} > \frac{K_1}{K_2} < \alpha$	Espécie 2 ganha (Cenário 2)
Sim	Sim	$\frac{1}{\beta} > \frac{K_1}{K_2} > \alpha$	Coexistência estável (Cenário 3)
Não	Não	$\frac{1}{\beta} < \frac{K_1}{K_2} < \alpha$	Equilíbrio instável (Cenário 4)

as espécies diferem substancialmente na sua utilização dos recursos. Neste caso, a coexistência ocorrerá se:

$$5 > \frac{K_1}{K_2} > 0{,}2 \qquad \text{Expressão 5.14}$$

Neste caso, as duas espécies podem coexistir com uma grande variedade de capacidades de suporte possíveis. Desta forma, a análise das equações de Lotka-Volterra nos permite refinar o princípio de exclusão competitiva: quanto mais semelhantes duas espécies forem na sua utilização dos recursos partilhados, mais difícil será a sua coexistência.

As equações de Lotka-Volterra apresentam o mais simples dos modelos de competição entre duas espécies. Como você pode imaginar, é ainda mais difícil chegar à coexistência em modelos com três ou mais competidores. Ao longo de muitos anos, os ecólogos têm estudado o "problema da coexistência" e descoberto que, freqüentemente, espécies coexistem na natureza sem aparentar

nenhuma diferença entre as suas utilizações de recursos. Nestas circunstâncias, pelo menos um dos seguintes pressupostos está sendo violado.

Pressupostos do Modelo

Tal como no modelo logístico e no modelo exponencial, assumimos que não existe estrutura genética nem etária nas populações, não existe migração e não existem retardos. Além destes, também se aplicam os seguintes pressupostos ao modelo de Lotka-Volterra:

- ✓***Os recursos são limitados.*** A limitação de recursos resulta na competição intra- e interespecífica. Se os recursos não forem limitados, poderemos ter um número infinito de espécies em coexistência, independentemente de elas utilizarem ou não utilizarem os mesmos recursos.
- ✓***Os coeficientes de competição (α e β) e as capacidades de suporte (K_1 e K_2) são constantes.*** Se estes parâmetros forem se alterando com o tempo ou com a densidade, pode ficar difícil prever a coexistência das espécies.
- ✓***A denso-dependência é linear.*** A adição de um indivíduo de qualquer uma das espécies produz uma diminuição estritamente linear no crescimento populacional per capita. Isto se reflete nas isoclinas lineares do modelo de Lotka-Volterra. Os modelos com isoclinas não-lineares têm propriedades de estabilidade mais complexas, não facilmente deduzíveis de um simples retrato de fase.

Variações do Modelo

PREDAÇÃO INTRAGUILDA

Os ecólogos classificam as interações entre espécies de acordo com os seus efeitos na taxa de crescimento das populações. Assim, a competição é definida como duas espécies exercendo um efeito líquido negativo uma na outra (−,−), mutualismo como duas espécies tendo um efeito líquido positivo (+,+) e a predação ou parasitismo como uma espécie ganhando e a outra perdendo (+,−). Estas classificações, além de serem naturais e convenientes, refletem os pressupostos do nosso modelo. Elas implicam em que os coeficientes de interação são constantes e que não existe estrutura etária nas populações.

No entanto, ao estudar a história natural de muitos animais, constatamos que eles não podem ser classificados simplesmente como "predadores" ou "competidores". Por exemplo, os leões predam os filhotes de chitas, mabecos e hienas malhadas, mas também competem com estas mesmas espécies por alimento. Os

besouros da farinha, do gênero *Tribolium*, competem por alimento, mas em altas densidades populacionais eles também se alimentam das larvas uns dos outros. Para muitos predadores, a dieta é estritamente definida pelo seu tamanho e pelo que lhes cabe na boca. À medida que os indivíduos envelhecem, as suas dietas podem mudar radicalmente. Qualquer pessoa que tenha tentado criar juvenis de peixe num aquário entenderá bem como a predação pode estar criticamente associada ao tamanho do corpo. Indivíduos de uma mesma espécie podem atuar como presa, competidor, ou predador, dependendo da sua idade e tamanho. A **predação intraguilda** (PIG) é a interação ecológica onde duas espécies competidoras também interatuam como predador e presa. PIG não é um fenômeno isolado; é uma interação comum em comunidades terrestres, marinhas e de água doce que provavelmente representa a regra e não a exceção na natureza (Polis et al. 1989).

Como podemos modificar o nosso modelo de competição simples para levar a PIG em consideração? Suponha que duas espécies competem de acordo com as equações de Lotka-Volterra, mas a espécie 1 também é um predador da espécie 2. Este é um modelo simples sem estrutura etária, predação recíproca, ou canibalismo. No entanto, ele é suficiente para ilustrar como a PIG pode modificar as interações ecológicas. A equação do crescimento da espécie 1 ("predador") é:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1} \right) + \gamma N_1 N_2 \qquad \text{Equação 5.7}$$

Isto é idêntico ao modelo de Lotka-Volterra original, com a diferença que acrescentamos mais um termo. Esta adição representa o aumento que a espécie 1 recebe na sua taxa de crescimento por se alimentar da espécie 2. O valor deste aumento depende da taxa de encontro entre predadores e presas ($N_1 N_2$) e de uma constante de conversão (γ). Veremos uma expressão semelhante no Capítulo 6, quando modelarmos as interações predador-presa. A equação do crescimento para a espécie 2 ("presa") é:

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2} \right) - \delta N_1 N_2 \qquad \text{Equação 5.8}$$

Novamente, o crescimento da espécie 2 é descrito pelo modelo de Lotka-Volterra e reduzido pelas perdas devidas à predação pela espécie 1. Estas perdas também dependem da taxa de encontros entre predador e presa ($N_1 N_2$) e de um fator de conversão (δ). Repare que os fatores de conversão para o predador (γ) e para a presa (δ) não têm necessariamente de ser iguais. A perda de um indivíduo por predação usualmente não corresponde a um ganho simétrico na população do predador. Novamente, estas idéias serão aprofundadas no Capítulo 6.

Como é que a PIG afeta a coexistência das espécies? O efeito gráfico da PIG é o de rodar as isoclinas. A PIG não altera a capacidade de suporte do predador nem da presa. O que ela faz é mudar a densidade do competidor necessária para causar extinção. Conseqüentemente, cada isoclina pode rodar para cima ou para baixo, mas continua fixa ao seu eixo no ponto de interseção. Para o predador, a isoclina roda para cima, porque agora são necessários mais competidores para levar o predador à extinção (Figura 5.9a). Para a presa, a PIG empurra a isoclina em direção à origem porque ela requer menos competidores do que antes para provocar a extinção (Figura 5.9b).

A PIG pode reforçar ou alterar os resultados da competição, dependendo da posição inicial das isoclinas e da magnitude das rotações (que em última análise é controlada pelos fatores de conversão). Por exemplo, se o competidor inferior for também a presa, a PIG junta o mal da predação ao pior da competição, reforçando a extinção da espécie 2 (Figura 5.10a). Mas se o competidor inferior for o predador, a PIG pode alterar o resultado de exclusão competitiva (cenário 1) para coexistência estável (cenário 3; Figura 5.10b). Existem outros resultados possíveis e de um modo geral, a PIG ajuda a entender a coexistência entre espécies naquelas situações em que os modelos mais simples de competição e predação falham (Polis et al. 1989).

Exemplos Empíricos

COMPETIÇÃO ENTRE INVERTEBRADOS DE AREIAS INTERTIDAIS

Nas areias intertidais ao Norte do Estuário de Puget se encontram muitas espécies de vermes marinhos coexistindo em altas densidades. As densidades destes invertebrados podem ser manipuladas experimentalmente, permitindo um teste direto do modelo de competição de Lotka-Volterra. Gallagher et al. (1990) examinaram a competição entre juvenis do poliqueta *Hobsonia florida* e um número de espécies de oligoqueta estreitamente aparentadas entre si. *Hobsonia* e os oligoquetas se alimentam de diatomáceas bentônicas e coexistem na natureza em agregações densas.

Gallagher et al. (1990) realizaram experimentos de campo para definir se esta coexistência podia ou não se enquadrar num modelo de Lotka-Volterra. Adicionando camarões predadores no campo, em pequenas parcelas fechadas (26 cm de diâmetro), os autores manipularam as densidades de *Hobsonia* e dos oligoquetas. Estas densidades iniciais representaram um único ponto no espaço de fase. Em seguida, eles mediram o aumento ou a diminuição de cada população da parcela ao fim de três dias. Estas alterações revelaram o primeiro vetor de dinâmica populacional no espaço de fase. Repetindo este processo várias vezes com diferentes densidades iniciais, eles conseguiram determinar a localização das duas isoclinas. Estes experimentos de campo produziram as seguintes

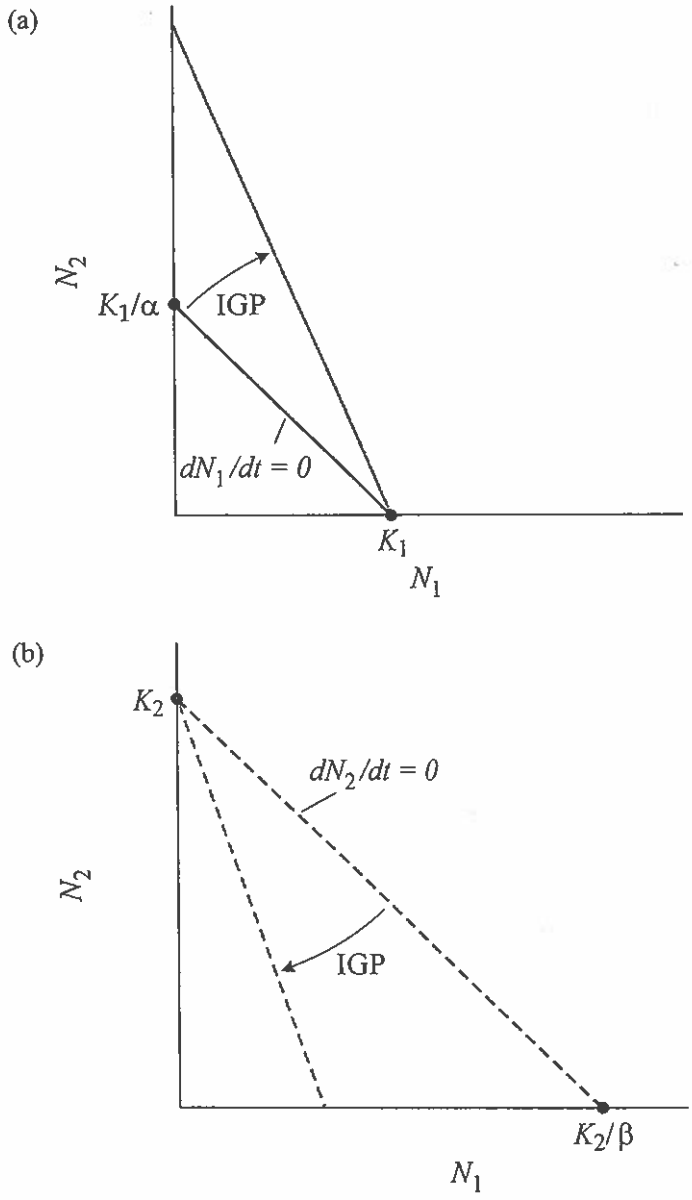


Figura 5.9 (a) A predação intraguilda roda a isoclina do "predador" para cima, porque agora são necessários mais indivíduos do competidor-presa para levá-lo à extinção. (b) A predação intraguilda roda a isoclina da "presa" para baixo, porque agora são precisos menos indivíduos do competidor-predador para levá-la à extinção.

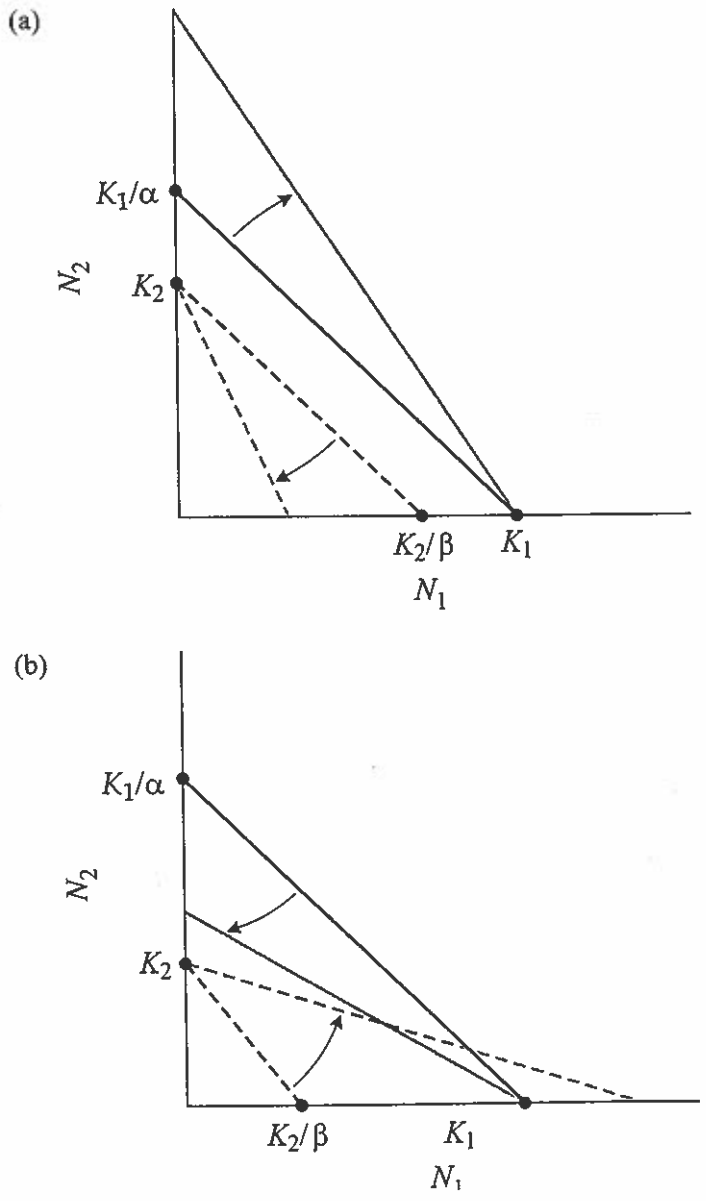


Figura 5.10 (a) A predação intraguilda reforça a exclusão competitiva. Neste exemplo, o competidor mais forte (N_1) é também o predador, por isso o deslocamento da isoclina não altera o resultado da competição. (b) A predação intraguilda anula a exclusão competitiva. Neste exemplo, o competidor mais fraco (N_2) é o predador. As isoclinas se deslocam da exclusão competitiva (cenário 1) para a coexistência estável (cenário 3).

estimativas: K_1 (*Hobsonia*) = 64,2, α = 1,408; K_2 (oligoquetas) = 50,7, β = 0,754. Finalmente, os autores montaram duas parcelas com baixa densidade inicial de ambos os competidores e seguiram a sua dinâmica ao longo de 55 dias.

As isoclinas de ambas as espécies estão representadas na Figura 5.11. Sobreposta a este espaço de fase está a trajetória para um dos experimentos de 55 dias. Como a isoclina dos oligoquetas fica ligeiramente acima da isoclina da *Hobsonia*, o modelo prevê que os oligoquetas deveriam vencer a competição. Mas a trajetória de 55 dias nunca atingiu a capacidade de suporte dos oligoquetas, e na natureza, as duas espécies coexistem. O modelo de Lotka-Volterra simples tem de ser rejeitado para este sistema.

Porque é que o modelo não faz as previsões corretas? Como as isoclinas das duas espécies estão muito próximas uma da outra, a previsão do tempo até à extinção é longa. Além disso, a abundância de diatomáceas varia sazonalmente, de tal maneira que as capacidades de suporte das espécies estão permanentemente em alteração. Quando as capacidades de suporte se alteram, as isoclinas "balançam" ao longo do tempo, provocando alterações contínuas na trajetória das populações. Nestas condições, pode nunca chegar a haver tempo suficiente para que uma das espécies vença a competição. Logo, os oligoquetas nunca chegam a excluir completamente a *Hobsonia* porque o ambiente está em constante alteração. Como escreveu o ecólogo G. E. Hutchinson (1967): "Ocasionalmente, os competidores de um dado gênero ou outra categoria taxonômica mais elevada, tomam as suas posições, às vezes a corrida chega até a começar, mas como poderia suceder numa obra de Lewis Carroll, o evento sempre é cancelado antes de chegar ao final e ocasionalmente, algo completamente distinto é organizado no seu lugar."

A FORMA DE UMA ISOCLINA DE GERBIL

Os gerbis são roedores parecidos com ratos que ocorrem nos desertos da África e do Oriente Médio. Eles são forrageadores noturnos de sementes e a coexistência de diferentes espécies de gerbil pode depender do seu uso dos recursos alimentares e de habitat em comum. Abramsky et al. (1991) estudaram a coexistência de *Gerbillus allenbyi* e *G. pyramidum* no oeste do deserto de Negev, em Israel.

Os estudos experimentais de competição entre vertebrados são particularmente difíceis porque requerem o fechamento de áreas muito extensas e porque, normalmente, a competição é mediada por interações comportamentais sutis. Abramsky et al. (1991) tiraram partido do fato de *G. pyramidum* ser consideravelmente maior que *G. allenbyi* (peso médio = 40 gramas versus 26 gramas). Os autores fecharam parcelas com 100 metros de lado (1 hectare). Cada parcela fechada foi subdividida em duas metades separadas por uma cerca. Esta cerca tinha pequenas passagens para permitir o movimento de gerbis de um lado para o outro. As passagens eram suficientemente grandes para deixar passar o *G.*

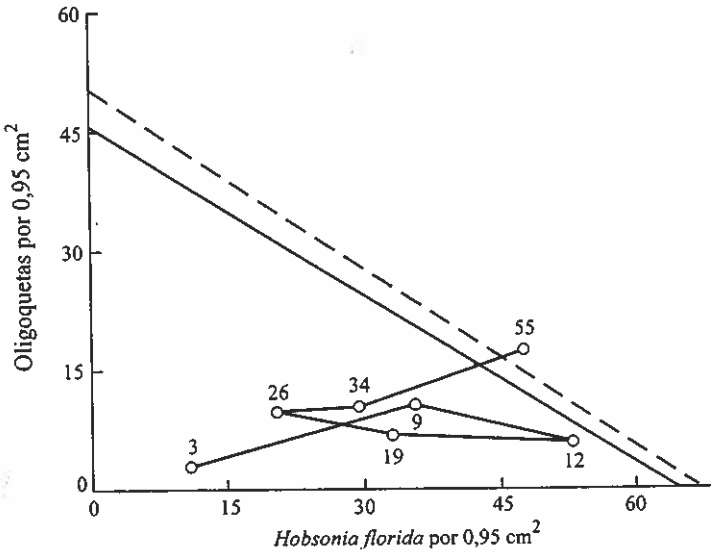


Figura 5.11 Competição entre vermes intertidais marinhos. A linha contínua é a estimativa da isoclina de *Hobsonia florida* e a linha tracejada é a estimativa da isoclina dos oligoquetas. Os segmentos entre pontos representam no espaço de fase o desenrolar de um experimento que começou com baixa abundância de ambos os competidores. Os números indicam o número de dias desde o início do experimento. (Gráfico de Gallagher et al. 1990.)

allenbyi, mas muito pequenas para o *G. pyramidum*. Desta forma, a cerca atuou como uma membrana semipermeável, permitindo ao *G. allenbyi* "equilibrar" a sua densidade entre os dois lados, em função da densidade de *G. pyramidum*.

Embora o modelo de Lotka-Volterra preveja alterações na taxa de crescimento populacional, estas alterações são difíceis de medir em experimentos com vertebrados em curto prazo. Além disso, provavelmente, os efeitos mais imediatos da competição sobre as populações de gerbis se manifestam em alterações comportamentais e de forrageio. Em vez de medir a densidade de gerbis, os autores mediram a "densidade de atividade" de cada espécie, contando pegadas de gerbil em tabuleiros de areia que eram limpos e colocados nas parcelas a cada noite. Este índice está correlacionado com a densidade da população e com a atividade de forrageio de cada gerbil.

Os autores instalaram uma alta densidade de *G. pyramidum* em metade de cada parcela, deixando a outra metade com uma densidade baixa. Quanto ao *G. allenbyi*, foi-lhe permitido equilibrar a sua densidade de acordo com estas diferenças na densidade do competidor. O resultado, que se traduz em alterações na atividade das duas espécies, pode ser representado num espaço de fase. Neste gráfico, cada segmento de reta representa a densidade de atividade nas duas metades de uma parcela. O declive de cada segmento é uma medida da

isoclina de *G. allenbyi* nessa região do retrato de fase (Figura 5.12). Embora os resultados sejam bastante dispersos, a maioria dos segmentos tem um declive negativo, indicando que altas densidades de *G. pyramidum* reduzem a atividade de *G. allenbyi*.

A Figura 5.13 mostra a isoclina baseada no "melhor ajuste" a todos os segmentos de reta. Ao contrário do esperado pelo modelo de Lotka-Volterra, a isoclina de *G. allenbyi* é não-linear com diminuições íngremes em altas e baixas

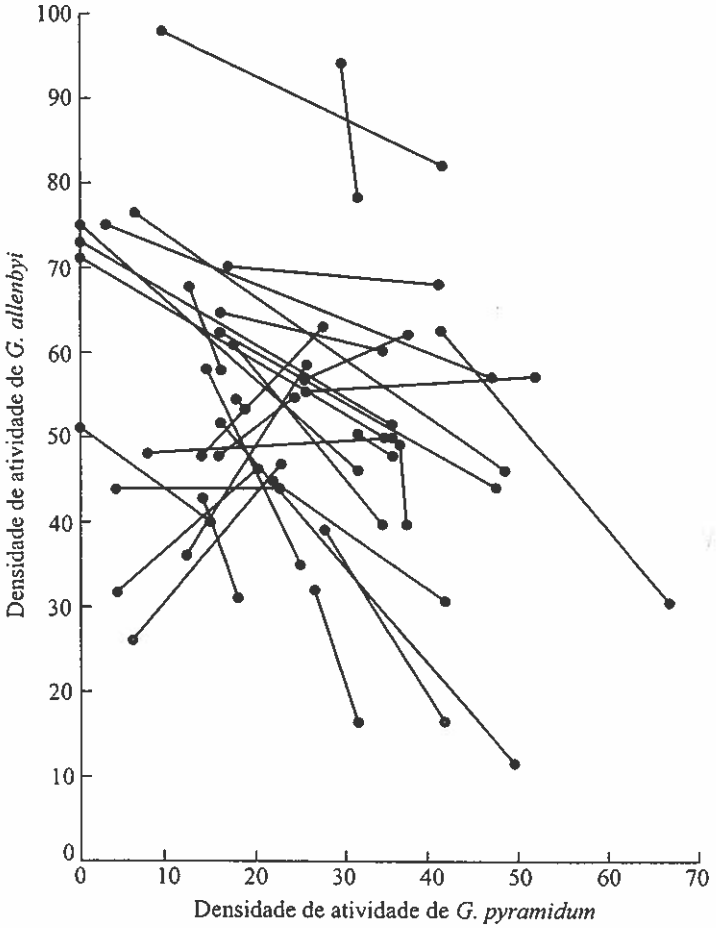


Figura 5.12 Resultados dos experimentos de competição de gerbis representados num espaço de fase. Cada segmento de reta une os pontos correspondentes às áreas de alta densidade e baixa densidade em cada parcela experimental fechada. A maioria dos segmentos tem um declive negativo, indicando uma redução da densidade de atividade de *G. allenbyi* (eixo dos *y*) na presença do seu competidor *G. pyramidum* (eixo dos *x*).

densidades de *G. pyramidum*, mas apresenta um declive suave em densidades intermédias do competidor.

Porque é que a isoclina de *G. allenbyi* não é uma linha reta? A resposta é que densidade de atividade não depende apenas da abundância de competidores, mas também da disponibilidade e utilização de diferentes habitats. No Deserto do Negev, os gerbis usam dois tipos de habitat. As "dunas semi-estabilizadas" contêm pouca vegetação perene, muitas manchas de areia abertas, e dunas de areia não estabilizada. Os habitats de "areia estabilizada" são dominados por uma cobertura arbustiva densa, com grandes superfícies de solo estável e poucas manchas abertas. Os dois tipos de habitat ocorriam em abundâncias aproximadamente iguais dentro de cada parcela experimental.

Na ausência de sobrepopulação, ambas as espécies de gerbil preferiram as dunas semi-estabilizadas. À medida que a densidade intra-específica aumentou, as duas espécies passaram a usar a areia estabilizada com mais freqüência. A densidade de *G. pyramidum* induziu uma mudança de habitat no *G. allenbyi* e isto resultou numa isoclina não linear. Sobre o espaço de fase na Figura 5.13, podemos ver três linhas ("*isolegs*") que demarcam regiões com diferentes usos do habitat pelas duas espécies. Em baixas densidades (regiões I e II), ambas as espécies preferiram as dunas semi-estabilizadas e as densidades mais altas de *G. pyramidum* provocaram um decréscimo acentuado na densidade de atividade de *G. allenbyi*. À medida que a densidade de *G. pyramidum* foi aumentando mais, em vez de continuar diminuindo a sua atividade, *G. allenbyi* se retirou para a areia estabilizada, o habitat menos procurado. Conseqüentemente a isoclina é relativamente horizontal nesta região, refletindo a troca de habitat em vez de uma redução continuada da atividade. Mas quando a densidade de *G. pyramidum* aumentou ainda mais, também ele se viu forçado a utilizar as áreas de areia estabilizada. A altas densidades de *G. pyramidum*, o *G. allenbyi* já não podia mais "escapar" da competição se deslocando para um habitat desocupado e aqui, as densidades de atividade voltaram a diminuir acentuadamente. Experimentos de campo subseqüentes estimaram a isoclina de *G. pyramidum* (Abramsky et al. 1994), uma análise matemática prevê a coexistência estável dos dois competidores.

O modelo de Lotka-Volterra produz previsões simples e proporciona um enquadramento para experimentos de campo sobre competição. Todavia, é muito difícil realizar experimentos de campo realistas, com manipulações de densidade; além disso, a validade do pressuposto de limitação de recursos continua sendo uma questão em aberto. Estes estudos mostram que mesmo quando os recursos são limitantes, as previsões do modelo podem falhar, porque existem fatores como a variação ambiental ou a seleção de habitat, que também podem afetar o resultado da competição interespecífica.

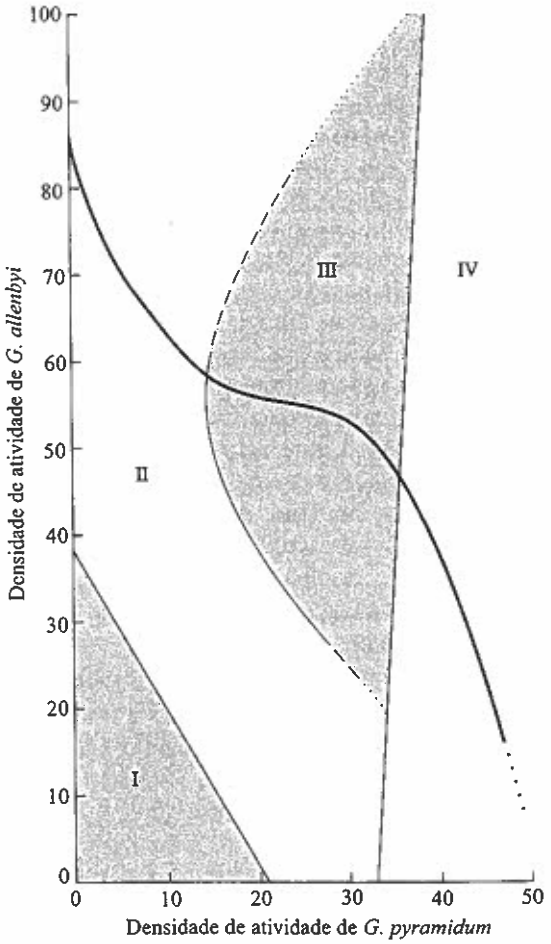


Figura 5.13 A isoclina de *Gerbillus allenbyi*, estimada a partir dos dados da Figura 5.12. Note que a isoclina (linha grossa) não é linear, ela tem uma região de declive mais suave em densidades intermédias de *G. pyramidum*. Esta isoclina não-linear reflete os efeitos da competição e da seleção de habitat. As linhas finas subdividem o espaço de fase em regiões de utilização do habitat. Região I: Ambas as espécies usam o habitat preferido, dunas semi-estabilizadas. Região II: *G. allenbyi* é forçado a usar o habitat menos procurado, a areia estabilizada. Região III: Aumento do uso de areia estabilizada por *G. allenbyi*. Como o *G. allenbyi* se mudou para o habitat desocupado, a sua densidade de atividade pode permanecer alta, o que resulta numa isoclina com declive suave nesta região do retrato de fase. Região IV: Devido à competição intra-específica, *G. pyramidum* se vê obrigado a utilizar a duna estabilizada. Como *G. allenbyi* já não pode escapar para um habitat desocupado, a sua densidade de atividade cai abruptamente com o aumento na densidade de atividade de *G. pyramidum*.

Problemas

1. Você está estudando competição entre escorpiões do deserto negros e vermelhos. Para o escorpião vermelho $K_1 = 100$ e $\alpha = 2$. Para o escorpião negro $K_2 = 150$ e $\beta = 3$.

   Suponha que os tamanhos populacionais iniciais são de 25 escorpiões vermelhos e 50 escorpiões negros. Desenhe o espaço de fase e as isoclinas de cada espécie, representando também os tamanhos populacionais iniciais. Faça uma previsão da dinâmica das populações a curto prazo e do resultado final da competição interespecífica.

2. Suponha que, para duas espécies competidoras, $\alpha = 1{,}5$, $\beta = 0{,}5$, e $K_2 = 100$. Qual é o valor mínimo que a capacidade de suporte da espécie 1 tem de tomar, para que as duas espécies possam coexistir? Qual é a capacidade de suporte necessária para que a espécie 1 vença a competição?

*3. Represente o retrato de fase para duas espécies competidoras que coexistem em equilíbrio estável. Mostre como a predação intraguilda poderia alterar o resultado desta interação para exclusão pela espécie predadora.

* Problema avançado

CAPÍTULO 6

Predação

Apresentação e Previsões do Modelo

As interações competitivas na natureza costumam ser indiretas e sutis, podendo até ser mediadas pela disponibilidade de recursos. Em contraste, a predação é uma interação ecológica conspícua. A imagem de uma matilha de lobos atacando um alce, ou de uma aranha comendo uma mosca, evoca a descrição de Tennyson de uma "natureza em sangue, unhas e dentes". Os predadores de sementes, como os fringilídeos, ou as formigas coletoras, são menos dramáticos na sua alimentação, mas podem ser igualmente eficazes no controle das populações de plantas. Outros animais não consomem as suas vítimas por inteiro: os parasitas necessitam que o hospedeiro sobreviva tempo suficiente para se reproduzir, e muitos herbívoros pastam sem matar as plantas de que se alimentam. Em todas estas interações, reconhecemos uma população de "predadores" que beneficia de alimento e uma população de "presas" que sofre. Neste capítulo desenvolveremos alguns modelos simples que nos vão introduzir à dinâmica da predação. Tal como nas análises de competição, as primeiras equações de predação foram derivadas independentemente por Alfred J. Lotka e Vito Volterra. O interesse de Volterra por este assunto foi motivado pelo noivo da sua filha, um biólogo de pescas que procurava entender flutuações na captura de peixes predadores (Kingsland 1985).

MODELANDO O CRESCIMENTO POPULACIONAL DAS VÍTIMAS

Vamos usar o símbolo P para designar a população de predadores e o símbolo V para designar a população de presas, ou vítimas. O crescimento da população de vítimas será uma função f do número de vítimas e de predadores:

$$\frac{dV}{dt} = f(V,P) \qquad \text{Expressão 6.1}$$

Suponha que os predadores são a única força limitando o crescimento da população de vítimas. Em outras palavras, se não existirem predadores, a população de vítimas crescerá exponencialmente:

$$\frac{dV}{dt} = rV \qquad \text{Expressão 6.2}$$

com r representando a taxa intrínseca de crescimento (ver Capítulo 1). Este potencial para crescimento da população de vítimas é contrabalançado pelas perdas que ocorrem na presença dos predadores:

$$\frac{dV}{dt} = rV - \alpha VP \qquad \text{Equação 6.1}$$

O termo após o sinal de subtração indica que as perdas devidas à predação são proporcionais ao *produto* do número de predadores e de vítimas. Isto é equivalente a uma reação química onde a velocidade da reação é proporcional à concentração de reagentes. Se os predadores e as vítimas se moverem ao acaso pelo ambiente, a sua taxa de encontro será proporcional ao produto das suas abundâncias. Repare que a partir de agora estamos reciclando símbolos: α *não* é o coeficiente de competição do Capítulo 5! Neste caso o α mede a **eficiência de captura**, o efeito de um predador sobre o crescimento populacional per capita da população de vítimas $\left(\frac{1}{V}\frac{dV}{dt}\right)$ *. As unidades de α são [vítimas / (vítima • tempo • predador)]. Quanto maior o α, maior o impacto negativo da adição de um predador sobre o crescimento populacional per capita das vítimas. Uma baleia se alimentando por filtração terá um α alto, porque uma única baleia pode consumir milhões de organismos planctônicos. Em contrapartida, uma aranha se alimentando de vítimas capturadas numa teia terá um α relativamente baixo, desde que a adição de uma nova teia não tenha um grande impacto sobre a população de vítimas. O produto αV é a **resposta funcional** do predador - a taxa de captura de vítimas por um predador em função da abundância das vítimas (Solomon 1949). Mais adiante neste capítulo derivaremos algumas expressões mais complexas da resposta funcional, mas por enquanto vamos expressá-la como o produto da abundância das vítimas (V) pela eficiência de captura (α). Antes de explorar as soluções da equação para o crescimento das vítimas, vamos desenvolver uma equação análoga para o crescimento da população de predadores.

MODELANDO O CRESCIMENTO POPULACIONAL DOS PREDADORES

O crescimento da população de predadores é afetado tanto pelo número de predadores como pelo número de vítimas:

$$\frac{dP}{dt} = g(P, V) \qquad \text{Expressão 6.3}$$

Designamos esta função com o símbolo g, para distingui-la da função f, utilizada para expressar o crescimento da população de vítimas na Expressão 6.1.

O predador que estamos modelando é um especialista extremo. Ele se alimenta apenas da população de vítimas, não dispondo de nenhuma outra fonte de alimento. Conseqüentemente, na ausência da população de vítimas, a população de predadores diminui exponencialmente:

---

* NA: A mesma eficiência de captura apareceu como um coeficiente de interação δ na Equação 5.8, onde representava perdas devido à predação em um par de competidores envolvidos em predação intraguilda.

$$\frac{dP}{dt} = -qP \qquad \text{Expressão 6.4}$$

onde q é a **taxa de mortalidade** per capita. (Isto é equivalente à taxa de mortalidade d do modelo de crescimento exponencial descrito no Capítulo 1; só mudamos de símbolos para evitar confusões.)

Só se observa crescimento positivo quando a população de vítimas está presente:

$$\frac{dP}{dt} = \beta VP - qP \qquad \text{Equação 6.2}$$

Nesta equação, βVP indica encontros casuais entre predadores e vítimas. β é uma medida da **eficiência de conversão** * - a capacidade que os predadores têm para converter cada nova vítima em um incremento no crescimento populacional per capita dos predadores $\left(\frac{1}{P}\frac{dP}{dt}\right)$. As suas unidades são [predadores / (predador • tempo • vítima)]. Espera-se que o β seja alto quando uma única vítima é particularmente valiosa, como no caso de um alce capturado por lobos. Em contrapartida, o β será baixo quando uma única vítima não contribui notoriamente para o crescimento da população de predadores; pense, por exemplo, em uma só semente consumida por uma ave granívora. βV reflete a **resposta numérica** da população de predadores, ou seja, a taxa de crescimento per capita da população de predadores em função da abundância de vítimas.

SOLUÇÕES DE EQUILÍBRIO

Para encontrar o equilíbrio das populações de vítima e de predador, igualamos cada uma das equações a zero e resolvemos para o tamanho da população. Começando com a Equação 6.1:

$$0 = rV - \alpha VP \qquad \text{Expressão 6.5}$$

$$rV = \alpha VP \qquad \text{Expressão 6.6}$$

$$r = \alpha P \qquad \text{Expressão 6.7}$$

---

* NA: De novo, esta eficiência de conversão apareceu como o coeficiente de interação γ na Equação 5.7 do Capítulo 5, representando os ganhos por predação em um par de espécies envolvidas em predação intraguilda.

$$\hat{P} = \frac{r}{\alpha} \qquad \text{Equação 6.3}$$

Embora parecesse que íamos resolver a equação para o equilíbrio da vítima, a solução apareceu em termos de P, a população de predadores! O que importa neste resultado, é que existe um certo número de predadores ($\hat{P}$) que manterá a população de vítimas em crescimento zero. Este número de predadores é determinado pela razão entre a taxa de crescimento das vítimas (r) e a eficiência de captura dos predadores (α). Quanto maior a taxa de crescimento da população de vítimas, mais predadores são necessários para controlar a população de vítimas. Em compensação, quanto maior a eficiência de captura, menos predadores são necessários para assegurar o controle.

Procurando o equilíbrio para os predadores (Equação 6.2) obtemos uma expressão em termos do tamanho populacional das vítimas:

$$0 = \beta VP - qP \qquad \text{Expressão 6.8}$$

$$\beta VP = qP \qquad \text{Expressão 6.9}$$

$$\beta V = q \qquad \text{Expressão 6.10}$$

$$\hat{V} = \frac{q}{\beta} \qquad \text{Equação 6.4}$$

Assim, a população de predadores é controlada por um número fixo de vítimas ($\hat{V}$). Quanto maior a taxa de mortalidade dos predadores (q), maior a quantidade de vítimas necessária para impedir o declínio da população de predadores. Em compensação, quanto maior o coeficiente de conversão dos predadores (β), menos vítimas são necessárias para manter os predadores em equilíbrio. Como as Equações 6.3 e 6.4 revelam as condições para o crescimento zero, elas podem ser usadas para representar as isoclinas da vítima e do predador, respectivamente.

SOLUÇÕES GRÁFICAS PARA O MODELO DE PREDAÇÃO DE LOTKA-VOLTERRA

Como na análise do modelo de competição (Capítulo 5), podemos representar as isoclinas de cada espécie no espaço de fase, para avaliar o equilíbrio conjunto.

Se representarmos a população de vítimas no eixo dos x obtemos uma isoclina horizontal para a vítima, indicando o número de predadores necessários para manter a população de vítimas sob controle. Se a população de predadores for inferior a este número, a população de vítimas cresce – de acordo com as setas horizontais que apontam para a direita. Por outro lado, se o número de predadores estiver acima da isoclina das vítimas, a população de vítimas diminui – de acordo com as setas horizontais que apontam para a esquerda (Figura 6.1).

Podemos aplicar um raciocínio semelhante para analisar a isoclina dos predadores. Esta isoclina é uma linha vertical, que representa um tamanho crítico da população de vítimas. À esquerda da isoclina não existem vítimas suficientes para suportar a população de predadores. Nesta região do gráfico a população de predadores diminui, como indicam as setas verticais orientadas para baixo. À

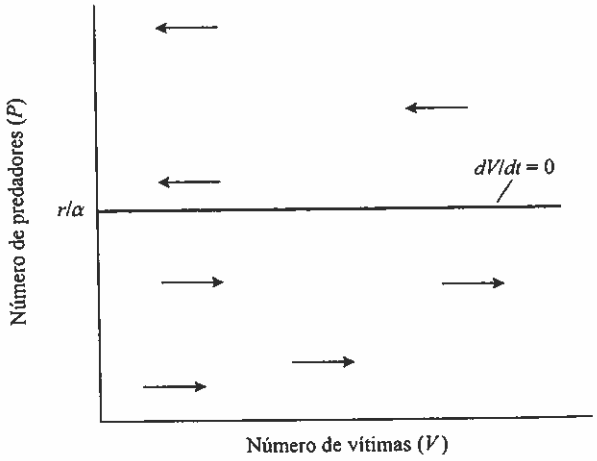


Figura 6.1 A isoclina da vítima no espaço de fase. O modelo de predação de Lotka-Volterra prevê um número crítico de predadores (r/α) que controla a população de vítimas. Se existem menos predadores do que isso, a população de vítimas aumenta (setas para a direita). Se existem mais predadores, a população de vítimas diminui (setas para a esquerda). Quando $P = r/\alpha$, o crescimento da população de vítimas é zero.

direita da isoclina existe um excedente de vítimas e a população de predadores aumenta, como indicam as setas verticais apontadas para cima (Figura 6.2).

Na nossa análise de modelos de competição, existiam quatro formas possíveis de orientar as duas isoclinas no espaço de fase. No modelo de predação, existe apenas uma orientação possível: as isoclinas se cruzam formando ângulos de 90° (Figura 6.3). No entanto, veremos que a dinâmica é mais complexa que no modelo de competição.

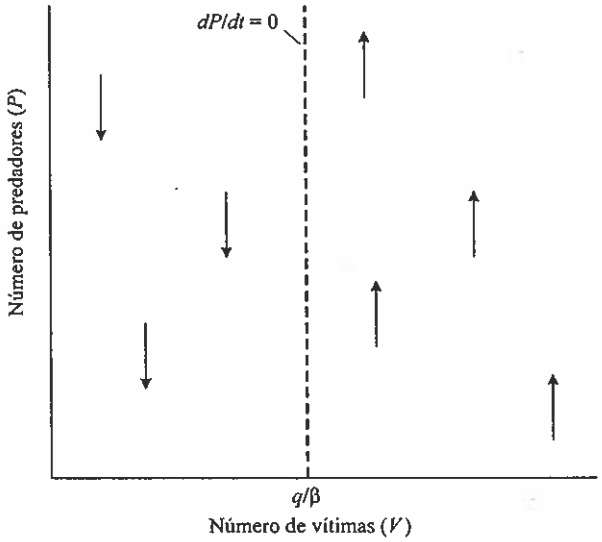


Figura 6.2 A isoclina do predador no espaço de fase. O modelo de predação de Lotka-Volterra prevê um número crítico de vítimas (q /β) que controla a população de predadores. Se existem menos vítimas do que isso, a população de predadores diminui (setas para baixo). Se existem mais vítimas, a população de predadores aumenta (setas para cima). Quando $V = q$ /β, o crescimento da população de predadores é zero.

As isoclinas do predador e da vítima dividem o espaço de fase em quatro regiões. Começando pelo canto superior direito, estamos numa região em que tanto o predador como a vítima são abundantes. Como estamos à direita da isoclina do predador, as vítimas são suficientemente abundantes para que o número de predadores aumente. No entanto, estamos acima da isoclina horizontal das vítimas. Nesta região existem predadores demais e por isso, a população de vítimas diminui. O vetor soma, representando o movimento combinado das duas populações, aponta para o canto superior esquerdo. À medida que a abundância da vítima continua declinando, atravessamos a isoclina vertical em direção ao quadrante superior esquerdo do espaço de fase.

Agora a população de vítimas diminui para um nível ao qual a população de predadores já não consegue aumentar. Tanto o predador como a vítima diminuem, e o vetor soma aponta para o quadrante inferior esquerdo. Nesta região, a população de predadores continua declinando, mas a população de vítimas começa a recuperar-se. O movimento combinado é para baixo e para a direita, levando a trajetória para o quadrante inferior direito. Aqui, a população de vítimas continua aumentando, mas agora ela já é suficientemente grande para que a população de predadores possa recomeçar a crescer. O sistema regressa ao ponto de partida, no quadrante superior direito.

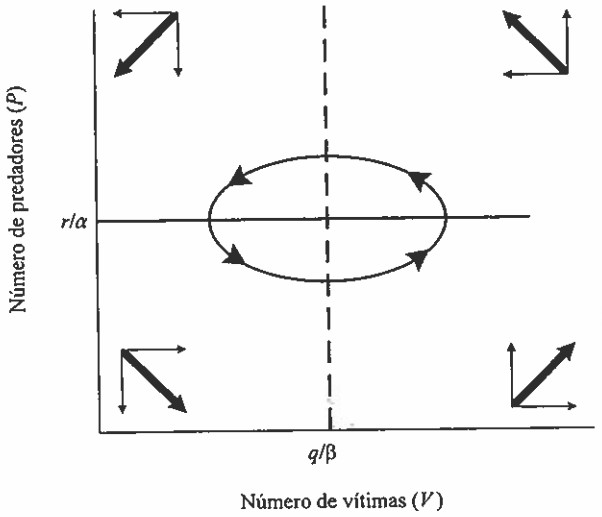


Figura 6.3 Dinâmica das populações de predadores e vítimas num modelo de Lotka-Volterra. Os vetores indicam as trajetórias das duas populações em diferentes regiões do espaço de fase. As populações seguem um percurso aproximadamente elíptico, no sentido anti-horário.

A trajetória combinada das populações de predador e de vítima se aproxima a uma elipse. Exceto se as populações de predador e de vítima se encontrarem precisamente na interseção das isoclinas, elas continuarão se movendo em elipse pelo espaço de fase no sentido anti-horário.

Como traduzir esta elipse em curvas de crescimento para as populações de predador e de vítima? Ambas as populações descrevem ciclos periódicos, aumentando e diminuindo suavemente entre um mínimo e um máximo. A elipse indica que o pico da população de predadores ocorre quando a população de vítimas está na sua abundância intermédia e vice-versa. Em outras palavras, os picos das populações de predador e de vítima estão desencontrados por um quarto de ciclo (Figura 6.4).

O que aconteceria se as populações de predador e vítima partissem de um ponto diferente no espaço de fase? Isto corresponderia a diferentes abundâncias iniciais de predador e vítima, resultando no estabelecimento de uma nova elipse. Novamente, ambas as populações seguiriam ciclos, mas agora com uma amplitude distinta. Quanto menor a distância entre a elipse e a interseção das isoclinas, menor a amplitude dos ciclos do predador e da vítima. Por isto, dizemos que os ciclos de Lotka-Volterra são neutramente estáveis – as suas amplitudes são exclusivamente determinadas pelas condições iniciais.

Existem apenas duas exceções ao comportamento cíclico: (1) se as populações de predador e de vítima se encontrarem precisamente na interseção das isocli-

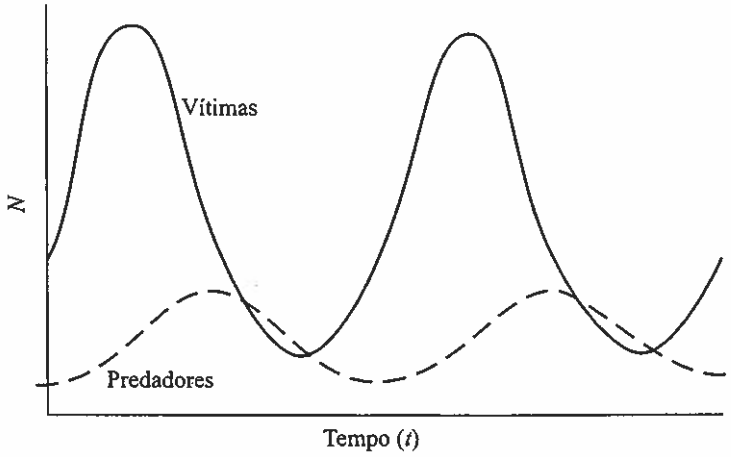


Figura 6.4 Ciclos de predadores e vítimas no modelo de Lotka-Volterra. Cada população descreve ciclos com amplitude determinada pelos tamanhos populacionais iniciais e com período de aproximadamente $2\pi/\sqrt{rq}$. As populações de predador e de vítima estão desencontradas por um quarto de ciclo, de tal forma que o predador atinge o máximo quando a presa já diminui para a metade do seu máximo e vice-versa.

nas, elas não se moverão, embora entrem imediatamente em ciclo se forem afastadas para qualquer distância deste ponto; ou (2) se o ponto de partida da elipse for demasiado extremo, ela baterá contra um dos eixos do espaço de fase. Neste caso, a amplitude do ciclo é tão grande que uma das populações se perderá.

Embora a amplitude do ciclo seja determinada pelo tamanho inicial das populações, o período do ciclo (C) é aproximadamente

$$C \approx \frac{2\pi}{\sqrt{rq}} \qquad \text{Equação 6.5}$$

Assim, quanto maior a taxa de crescimento da vítima (r) e/ou a taxa de mortalidade do predador (q), mais rapidamente as populações rodarão entre valores altos e baixos. A característica essencial do modelo de predação de Lotka-Volterra é que tanto a população do predador como a da vítima descrevem ciclos, porque elas controlam o crescimento uma da outra.

Variações do Modelo

A única previsão do modelo de predação de Lotka-Volterra é o comportamento cíclico das populações do predador e da vítima. No entanto, estes ciclos são mui-

Pressupostos do Modelo

O modelo de predação de Lotka-Volterra continua assumindo os pressupostos básicos de ausência de imigração, ausência de estrutura etária ou genética, e ausência de retardos. Além disso, o modelo assenta nos seguintes pressupostos acerca dos predadores, vítimas e seu ambiente:

- ✓ ***O crescimento da população de vítimas só é limitado pela predação.*** A Equação 6.1 mostra que a população de vítimas cresce exponencialmente na ausência do predador.
- ✓ ***O predador é um especialista que só pode persistir na presença da população de presas.*** A Equação 6.2 mostra como a população do predador morrerá de fome na ausência da presa.
- ✓ ***Cada predador pode consumir um número infinito de vítimas.*** Como a isoclina horizontal da presa ($dV / dt = 0$) implica um número constante de predadores, cada predador precisa ser capaz de aumentar indefinidamente o seu consumo, à medida que a população de presas aumenta. Esta capacidade infinita para consumir presas também presume que não existe interferência ou cooperação entre os predadores.
- ✓ ***Os predadores e as vítimas se encontram ao acaso num ambiente homogêneo.*** Os termos de interação (αVP e βVP) implicam que os predadores e as presas se movem ao acaso pelo ambiente e que as presas não dispõem de refúgios espaciais ou temporais para se protegerem dos predadores.

to sensíveis aos pressupostos do modelo e em particular, à linearidade das isoclinas. Nas próximas seções vamos incorporar alguns pressupostos mais realistas acerca dos predadores e das vítimas, curvando as isoclinas e obtendo dinâmicas diferentes. Não vamos resolver as equações que descrevem estes modelos mais complexos, mas analisaremos o seu comportamento graficamente no espaço de fase.

INCORPORANDO UMA CAPACIDADE DE SUPORTE PARA A VÍTIMA

A isoclina da vítima nos diz quantos predadores são necessários para manter a população de vítimas sob controle. Repare que, à medida que nos deslocamos para a direita no espaço de fase (Figura 6.1), a quantidade de predadores necessária para controlar as vítimas se mantém constante. Isto não é realista. É de se esperar que à medida que a população de vítimas vai aumentando, o seu crescimento seja limitado por recursos que não têm nenhuma relação com os predado-

res. Podemos modificar a isoclina da vítima para incorporar uma capacidade de suporte de vítimas, incluindo um novo termo com uma constante c:

$$\frac{dV}{dt} = rV - \alpha VP - cV^2 \qquad \text{Equação 6.6}$$

Agora, o crescimento da população de vítimas é travado pela presença de predadores (αVP) e pela própria abundância das vítimas (cV^2). Se representarmos esta isoclina no espaço de fase, ela aparece como uma linha reta com declive negativo, em contraste com a linha reta horizontal do modelo de Lotka-Volterra simples. A nova isoclina cruza o eixo dos x em r/c, o tamanho populacional máximo que as vítimas podem atingir na ausência do predador. Sem predadores, a Equação 6.6 é equivalente a um modelo de crescimento populacional logístico com capacidade de suporte $K = r/c$ (Equação 2.1).

Quando a vítima é limitada pela sua própria capacidade de suporte, como se altera a interação entre o predador e a vítima? A Figura 6.5 mostra a trajetória das populações de predador e de vítima espiralando em direção ao ponto de equilíbrio na interseção das isoclinas. Este equilíbrio é estável e a abundância de equilíbrio das vítimas é menor na presença do predador do que na sua ausência. A existência de uma capacidade de suporte para a vítima estabiliza a interação predador-vítima. Intuitivamente, isto faz sentido – se as vítimas são limitadas por um fator independente da predação, existe menor tendência para que as populações entrem em ciclos.

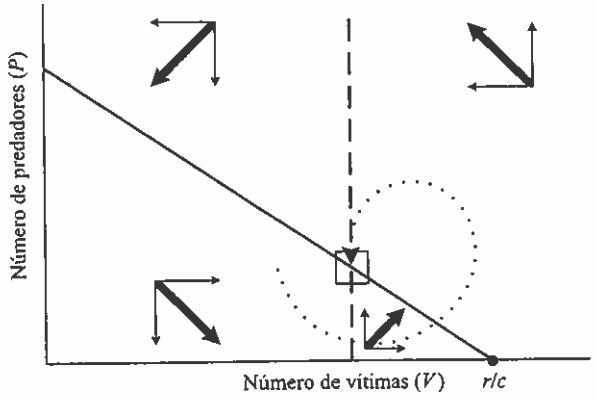


Figura 6.5 O efeito de uma capacidade de suporte de vítimas sobre a isoclina das vítimas. A isoclina desce para a direita, em direção ao eixo dos x. A interseção com a isoclina vertical, do predador, forma um ponto de equilíbrio estável.

MODIFICANDO A RESPOSTA FUNCIONAL

Um dos pressupostos mais irrealistas do modelo de predação de Lotka-Volterra é que os predadores podem aumentar o consumo de vítimas indefinidamente à medida que a população de vítimas aumenta. Este tipo de forrageio está ilustrado no gráfico da resposta funcional (Figura 6.6), que representa a taxa de captura de vítimas por indivíduo predador (n/t), em função da abundância das vítimas (V). O modelo de Lotka-Volterra assume uma **resposta funcional de Tipo I**, onde o predador consome cada vez mais à medida que a abundância da vítima aumenta (Holling 1959). O declive da reta que descreve este aumento é α, a eficiência de captura. A resposta funcional de Tipo I não é realista por duas

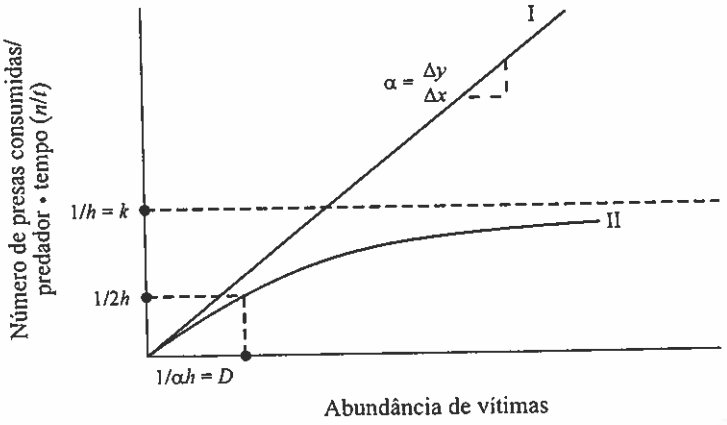


Figura 6.6 A resposta funcional dos predadores descreve a taxa de alimentação dos predadores em função da abundancia das presas. A forma destas curvas depende da eficiência de captura (α), da taxa de alimentação máxima do predador (k) e da abundância da vítima à qual a taxa de alimentação do predador atinge metade do máximo (D).

razões. Primeiro, eventualmente os predadores ficam saciados (cheios) e param de se alimentar. Segundo, mesmo sem saciedade, os predadores estão limitados pelo **tempo de manuseio** (h) necessário para capturar e consumir cada vítima. Conseqüentemente, existe um limite para a taxa a que um predador pode consumir vítimas.

Para construir uma **resposta funcional de Tipo II** mais realista, modelaremos os componentes que contribuem para a **taxa de alimentação** (n/t), a taxa a que cada predador consome vítimas (Royama 1971). O tempo total que cada predador gasta comendo (t) é a soma do tempo que ele gasta procurando vítimas (t_s) com o tempo que ele gasta "manuseando" ou comendo as vítimas (t_h)*:

$$t = t_s + t_h \qquad \text{Expressão 6.11}$$

Se tomarmos n como o número de vítimas capturadas por unidade de tempo t e h como o tempo de manuseio por vítima, o tempo de manuseio total será:

$$t_h = hn \qquad \text{Expressão 6.12}$$

Da mesma forma, podemos derivar uma expressão para o tempo de procura. O número total de vítimas capturadas por um predador (n) é simplesmente o produto da abundância das vítimas (V), pela eficiência de captura (α) e pelo tempo de procura total (t_s):

$$n = V\alpha t_s \qquad \text{Expressão 6.13}$$

Rearranjando, obtemos uma expressão para o tempo de procura:

$$t_s = \frac{n}{\alpha V} \qquad \text{Expressão 6.14}$$

Substituindo as Expressões 6.12 e 6.14 na 6.11, obtemos:

$$t = \frac{n}{\alpha V} + hn \qquad \text{Expressão 6.15}$$

Multiplicando o segundo termo por ($\alpha V/\alpha V$) resulta em:

$$t = \frac{n}{\alpha V} + \frac{\alpha V h n}{\alpha V} \qquad \text{Expressão 6.16}$$

$$t = n\left(\frac{1+\alpha V h}{\alpha V}\right) \qquad \text{Expressão 6.17}$$

Finalmente, rearranjamos para obter uma expressão da taxa de alimentação (n/t):

$$n/t = \frac{\alpha V}{1+\alpha V h} \qquad \text{Equação 6.7}$$

A Equação 6.7 descreve a taxa de alimentação por predador como uma função da eficiência de captura, da abundância de vítimas e do tempo de manuseio. Note que, se a abundância das vítimas for muito baixa, o termo αVh do denominador será pequeno, de tal forma que a taxa de alimentação será próxima a

* NT: Para evitar confusões com a notação de outros textos, vamos manter os índices do texto original: *s* designa *search*, ou procura; e *h* designa *handling*, ou manuseio.

αV, como no modelo simples de Lotka-Volterra. Mas à medida que a abundância de vítimas aumenta, a taxa de alimentação vai diminuindo para um ponto de saturação de $1/h$. Este ponto representa a taxa de alimentação máxima que o predador pode atingir por causa da limitação do tempo de manuseio. A Equação 6.7 também é conhecida por "equação dos discos", porque ela se ajusta aos resultados de um experimento em que se pediu a um conjunto de indivíduos de olhos vendados para encontrar e recolher pequenos discos de papel de lixa espalhados numa superfície lisa.

Podemos simplificar a Equação 6.7 definindo $k=1/h$, como a **taxa de alimentação máxima**. Também podemos definir a constante D como $1/\alpha h$. Este valor resulta numa **constante de meia-saturação**, que é a abundância de vítimas à qual a taxa de alimentação atinge metade do seu valor máximo. Se começarmos multiplicando o numerador e o denominador da Equação 6.7 por $1/\alpha h$, obtemos:

$$n/t = \frac{\frac{\alpha V}{\alpha h}}{\frac{1}{\alpha h} + \frac{\alpha V h}{\alpha h}} \qquad \text{Expressão 6.18}$$

Que, substituindo as duas novas constantes k e D, resulta em:

$$n/t = \frac{kV}{D+V} \qquad \text{Equação 6.8}$$

Esta resposta funcional de Tipo II aumenta até uma taxa de consumo de vítimas por predador máxima e constante (k). A constante de meia-saturação (D) controla a velocidade de aumento até este máximo. Esta equação é idêntica à equação de Michaelis-Menten para a cinética de enzimas (Real 1977).

Finalmente, podemos descrever uma **resposta funcional de Tipo III** com:

$$n/t = \frac{kV^2}{D^2+V^2} \qquad \text{Equação 6.9}$$

Na resposta funcional de Tipo III, a taxa de alimentação também converge para uma assíntota k, mas a curva tem uma forma sigmoidal, parecida com a curva logística (ver Capítulo 2). Conseqüentemente, a taxa de alimentação é acelerada a densidades de vítima baixas, mas desacelera a densidades altas, acabando por atingir a assíntota (Figura 6.7). Esta resposta funcional pode ocorrer se os predadores se concentram em determinadas vítimas quando elas se tornam mais comuns, se eles desenvolvem uma imagem de busca que aumenta a eficiência de

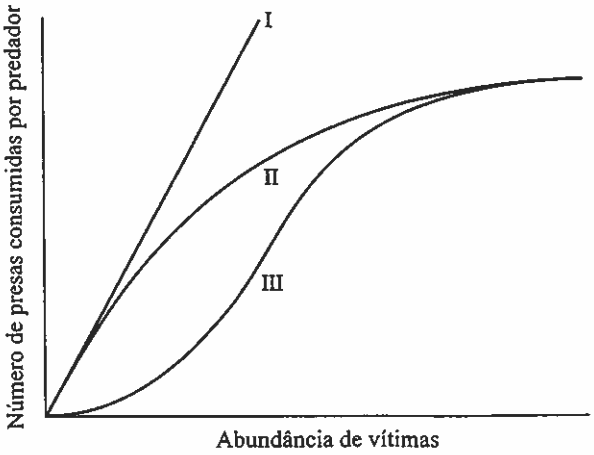


Figura 6.7 Respostas funcionais Tipo I, Tipo II e Tipo III.

captura à medida que a abundância da vítima aumenta, ou se existem custos de forrageio fixos e variáveis (Holling 1959, Mitchell and Brown 1990).

A resposta funcional tem um impacto importante sobre a forma como os predadores controlam as populações de vítimas. A Figura 6.8 mostra a proporção da população de vítimas que é consumida por um predador, à medida que a abundância de vítimas aumenta. Para a resposta de Tipo I, do modelo simples de Lotka-Volterra, esta proporção se mantém constante, porque cada predador vai aumentando a sua captura de alimento à medida que a abundância da vítima

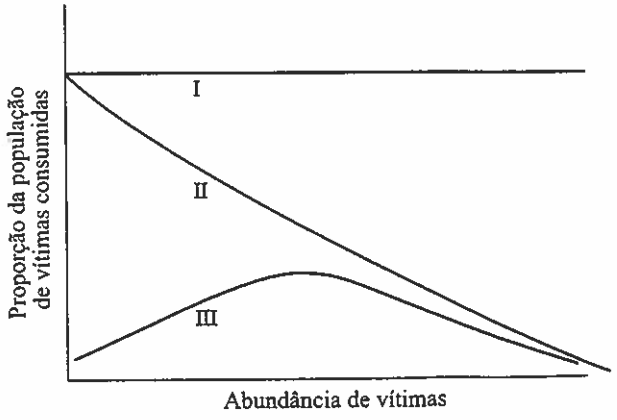


Figura 6.8 Proporção da população de vítimas consumidas por um predador em função da abundância de vítimas.

aumenta. Para a resposta de Tipo II, a proporção decresce de forma estável, porque cada predador tem uma taxa de processamento máxima k. A resposta de Tipo III mostra um incremento inicial devido à aceleração da taxa de alimentação, mas esta aceleração acaba por desaparecer e a curva se transforma numa curva de Tipo II. Estas curvas mostram que, quando a abundância das vítimas é alta, os predadores com resposta do Tipo II ou Tipo III podem não conseguir controlar eficazmente a população de vítimas. A resposta de Tipo III possibilita o controle, mas só quando as vítimas são relativamente pouco abundantes. Em contrapartida, a resposta Tipo I possibilita o controle eficaz a qualquer abundância da vítima.

Se incorporarmos uma resposta funcional de Tipo II ou de Tipo III na equação do crescimento populacional da vítima obtemos:

$$\frac{dV}{dt} = rV - \left(\frac{kV}{V+D}\right)P \qquad \text{Equação 6.10}$$

$$\frac{dV}{dt} = rV - \left(\frac{kV^2}{V^2+D^2}\right)P \qquad \text{Equação 6.11}$$

A Figura 6.9 mostra como as isoclinas destas equações de crescimento aumentam no espaço de fase, com a resposta funcional de Tipo III apresentando uma curvatura para cima a baixas abundâncias de vítima. Como cada predador é

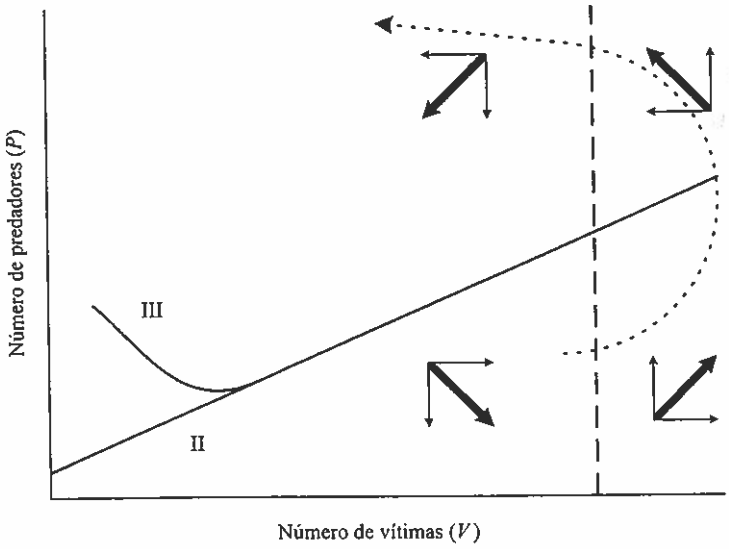


Figura 6.9 Isoclinas da vítima incorporando uma resposta funcional do Tipo II ou Tipo III. A interseção de uma isoclina de vítima crescente com uma isoclina vertical de predador origina um ponto de equilíbrio instável.

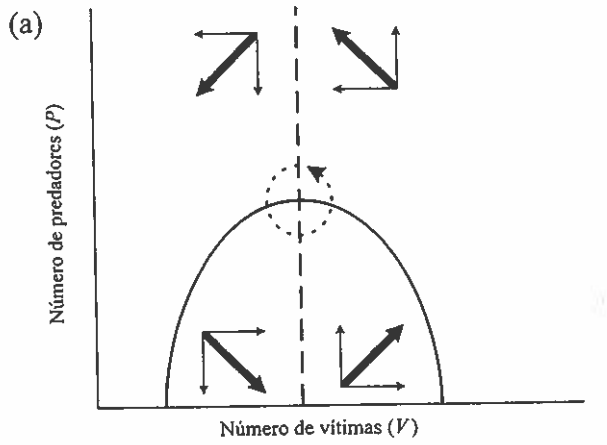
individualmente limitado por uma taxa de consumo máxima, são necessários mais predadores para manter grandes populações de vítimas em crescimento zero. Quando estas isoclinas de vítima crescentes interceptam uma isoclina de predador vertical, o equilíbrio é instável e o predador e a vítima não poderão coexistir.

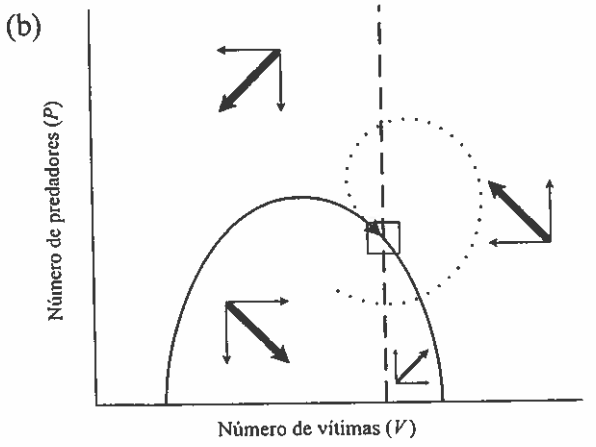
O PARADOXO DO ENRIQUECIMENTO

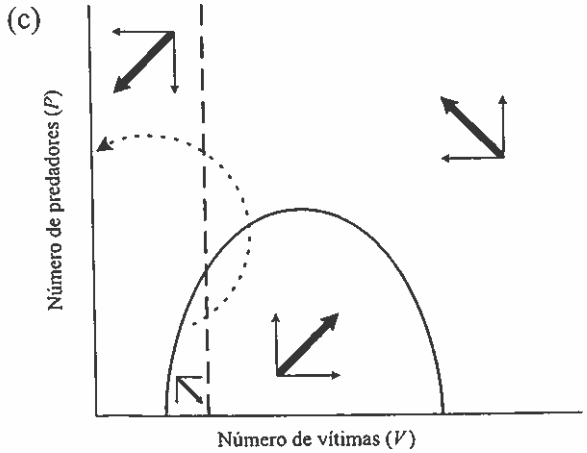
A isoclina da vítima também pode aumentar devido a um efeito de Allee (veja Capítulo 2) na população de vítimas. Se uma população de vítimas maior se torna mais eficaz na reprodução, obtenção de alimentos ou defesa contra predadores, então serão necessários mais predadores para controlá-la. Graças a uma combinação de fatores, como a capacidade de suporte da vítima, a resposta funcional do predador, o efeito de Allee e outros, a isoclina da vítima pode ter a forma de um arco (Rosenzweig e MacArthur 1963), curvando para baixo tanto a baixas como a altas abundâncias da vítima.

Como é que esta isoclina da vítima, mais realista, afeta a dinâmica da interação predador-vítima? A resposta depende do ponto onde a isoclina vertical do predador intercepta a isoclina da vítima. Se a intercepção acontecer no topo da isoclina da vítima, as populações de predador e de vítima entrarão em ciclos como no modelo de Lotka-Volterra simples (Figura 6.10a). No entanto, se a isoclina do predador cruza à direita do topo, as populações do predador e da vítima convergirão num ponto de equilíbrio estável, sem ciclos (Figura 6.10b). Neste caso, o predador é relativamente ineficiente; com base na Equação 6.4, a população do predador precisa ter uma taxa de mortalidade (q) relativamente alta, e/ou uma eficiência de conversão (β) baixa. Em contraste, se o predador for relativamente eficiente (q baixo e/ou β alto), as isoclinas se interceptam à esquerda do topo. Neste caso, o equilíbrio é instável. A população de predadores vai sobre-explorar a população de vítimas, levá-la à extinção, e depois ela própria se extinguirá por fome (Figura 6.10c).

A instabilidade devida a um predador relativamente eficiente pode ser chamada de **paradoxo do enriquecimento** (Rosenzweig 1971). Este paradoxo pode explicar porque certos sistemas agrícolas artificialmente enriquecidos são vulneráveis aos ataques por pragas. Suponha que a população de "vítima" é um cultivo de plantas que coexiste num equilíbrio estável com uma população de um inseto herbívoro "predador". Se a produtividade do cultivo for aumentada com o uso de fertilizantes, a isoclina da vítima pode se deslocar para a direita em direção a uma nova capacidade de suporte, mais alta (Figura 6.11). Se a isoclina do predador permanecer estacionária, a dinâmica pode sair do seu equilíbrio estável para uma situação instável de irrupção da peste. Este paradoxo depende de um pressuposto pouco realista: a verticalidade da isoclina do predador. O uso de isoclinas de predador mais realistas, descritas mais à frente, pode contribuir para a estabilidade do predador e da vítima ao longo duma gama mais ampla de abundâncias da vítima (Berryman 1992).


(a)
Número de predadores (P)
Número de vítimas (V)


(b)
Número de predadores (P)
Número de vítimas (V)


(c)
Número de predadores (P)
Número de vítimas (V)

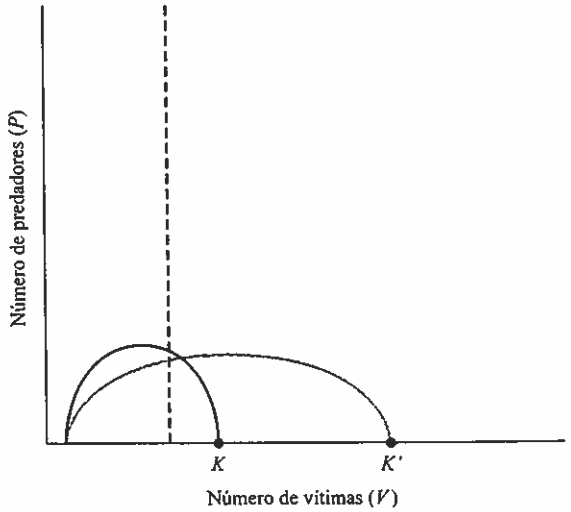


Figura 6.11 O paradoxo do enriquecimento. Se a capacidade de suporte da vítima aumentar de K para K', o sistema se desloca de um equilíbrio estável para a sobre-exploração pelo predador.

INCORPORANDO OUTROS FATORES NA ISOCLINA DA VÍTIMA

A isoclina da vítima também pode curvar para cima a baixas abundâncias de vítima, originando uma dinâmica populacional distinta. Existem pelo menos três razões para este tipo de curvatura. Primeiro, a isoclina se curvará para cima se houver um determinado número de refúgios onde as vítimas podem se abrigar dos predadores. Por exemplo, peixes que habitam junto de fendas rochosas ou pássaros que estabelecem territórios em áreas com abundante cobertura vegetal, dispõem de refúgios espaciais contra a predação. Nestes casos, não importa o tamanho da população de predadores, haverá sempre possibilidade da população de vítimas persistir em baixa abundância nos refúgios. Segundo, a isoclina da vítima pode curvar para cima se em cada geração entrar um número constante de vítimas imigrantes na população. Graças à imigração, a população de vítimas sempre terá a capacidade de crescer quando a abundância é baixa. Finalmente, a isoclina da vítima pode curvar para cima a baixas abundâncias da vítima devido a uma resposta funcional do Tipo III, como explicamos anteriormente.

Figura 6.10 (a) Ciclos de predador-presa com uma isoclina de presa em arco. Tal como no modelo de Lotka-Volterra, as populações de predador e de presa descreverão ciclos desde que as suas isoclinas sejam perpendiculares no ponto de interseção. (b) Se o predador for relativamente ineficiente, as isoclinas se interceptam à direita do topo da isoclina da vítima. Neste caso, predador e vítima coexistem num equilíbrio estável. (c) Se o predador for relativamente eficiente, as isoclinas se interceptam à esquerda do topo da isoclina da vítima. Neste caso, o predador sobre-explora a vítima, provoca a extinção dela e finalmente, se extingue por falta de alimento.

Esta inflexão da isoclina da vítima para cima tem o potencial de estabilizar as interações predador-vítima. Por exemplo, suponha que o predador é relativamente eficiente, mas que existe uma capacidade de suporte para a vítima e existem refúgios para a população de vítimas (Figura 6.12). Neste caso, os predadores consomem rapidamente todas as vítimas disponíveis, como no caso desestabilizado (Figura 6.10c). Mas assim que todas as vítimas que estão fora dos abrigos forem consumidas, os predadores começam a passar fome, e a sua abundância diminui. Quando a população dos predadores passa abaixo de um determinado ponto, a população de vítimas nos refúgios começa a aumentar e os ciclos se repetem. Ao contrário do que sucede no modelo de Lotka-Volterra simples, estes ciclos são estáveis, porque, independentemente das abundâncias iniciais, a população de predadores acaba por consumir todas as vítimas fora dos refúgios e o ciclo se repete.

MODIFICANDO A ISOCLINA DO PREDADOR

Também podemos modificar a isoclina vertical, do predador, tornando-a mais realista. Estas modificações envolvem uma alteração da resposta numérica na Equação 6.2, que descreveremos qualitativamente. Por exemplo, o modelo de

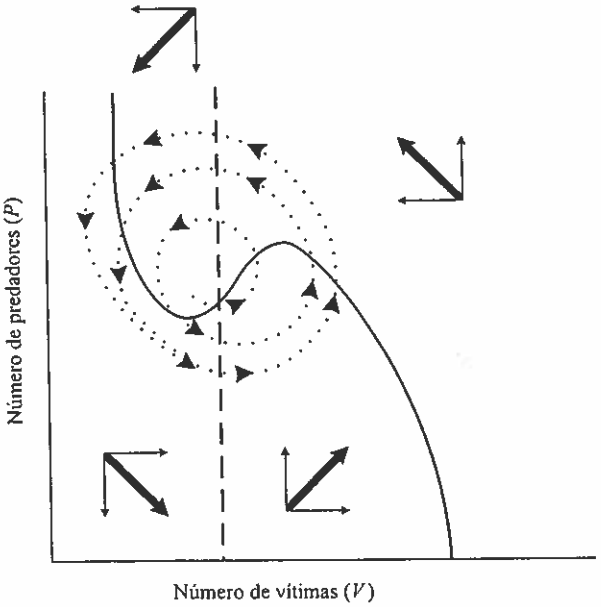


Figura 6.12 Comportamento cíclico das populações de predador e de vítima devido à disponibilidade de refúgios para as vítimas. Se existirem refúgios espaciais contra a predação, a isoclina da vítima se torna vertical a baixas abundâncias da vítima. Nesta situação, o predador eficiente não consegue esgotar a sua presa, e começa a passar fome assim que todas as vítimas fora dos refúgios forem consumidas. Logo que a população do predador diminui abaixo de um certo ponto, a população da vítima começa a aumentar novamente, repetindo o ciclo.

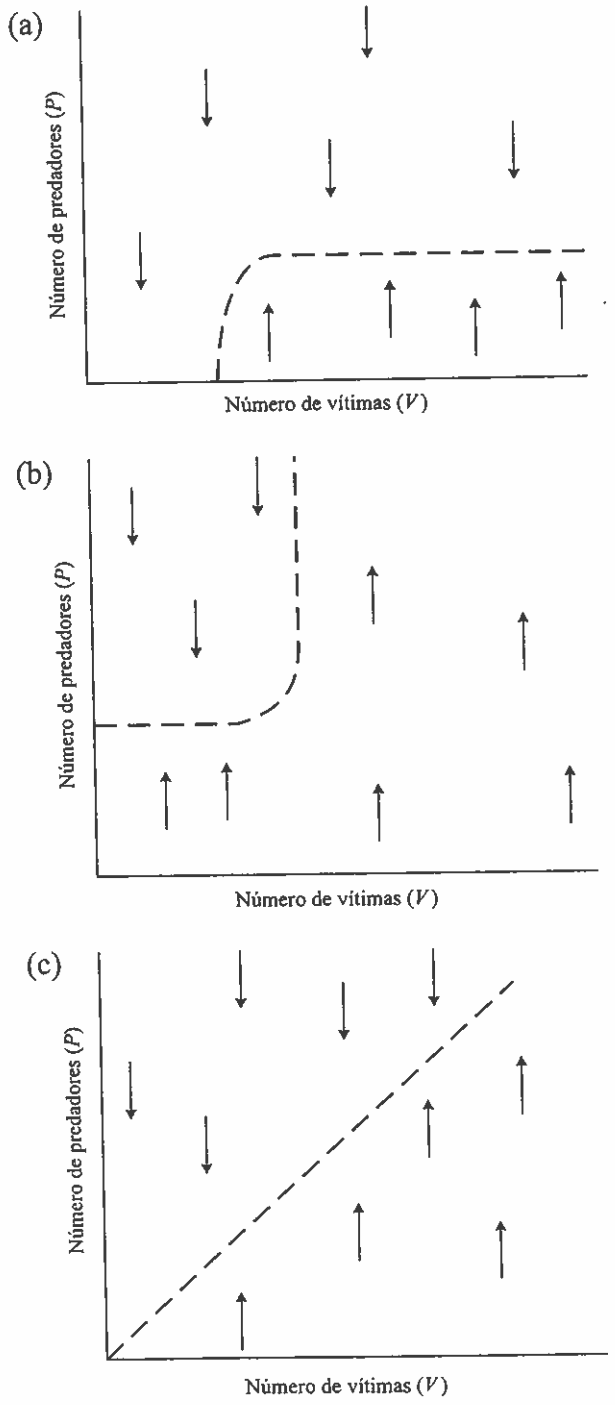
predação de Lotka-Volterra assume que a população do predador pode sempre aumentar desde que tenha acesso a um excesso de vítimas. É mais realista supor que a população do predador tem a sua própria capacidade de suporte, de tal forma que o seu crescimento possa ser limitado por outros fatores. Uma capacidade de suporte no predador dobra a isoclina do predador para a direita (Figura 6.13a).

Outro pressuposto pouco realista do modelo de Lotka-Volterra é que o predador é especializado na vítima. Suponha que, pelo contrário, o predador tem vítimas alternativas. Neste caso, quando a população da vítima fica menos abundante, a população do predador pode continuar aumentando, alimentada por outras vítimas. Isto vai dobrar a isoclina do predador para cima a baixas abundâncias da vítima (Figura 6.13b). Deste modo, se houver vítimas alternativas e se o predador tiver uma capacidade de suporte, a isoclina do predador pode passar de vertical para horizontal. Como notamos anteriormente, a disponibilidade de outras vítimas também pode afetar a isoclina da vítima.

Numa situação intermediária, suponha que o tamanho da população de vítimas determina o tamanho da população de predadores. Em outras palavras, a população de vítimas funciona como uma "capacidade de suporte" para os predadores. Neste caso, a isoclina do predador será uma linha diagonal de declive positivo, algo intermediário entre a isoclina vertical do modelo de Lotka-Volterra e a isoclina horizontal de um predador com capacidade de suporte independente da vítima e acesso a vítimas alternativas (Figura 6.13c).

Como estas alterações da isoclina do predador afetam a estabilidade do modelo? Regra geral, qualquer fator que rode as isoclinas do predador ou da vítima no sentido *horário* tenderá a estabilizar a interação, enquanto qualquer fator que rode as isoclinas no sentido *anti-horário* será desestabilizadora. Estas rotações podem ser comparadas com a estabilidade neutra de uma isoclina de vítima horizontal e uma isoclina de predador vertical no modelo de Lotka-Volterra (Figura 6.14). Por exemplo, ao dar uma capacidade de suporte à população de vítimas rodamos a sua isoclina no sentido horário, levando a um equilíbrio estável à direita do topo da curvatura (Figura 6.10b). Mas ao permitir a saciedade do predador, rodamos a isoclina da vítima a baixas abundâncias, no sentido anti-horário, levando a um ponto de equilíbrio instável à esquerda do topo da curvatura (Figura 6.10c). Rodar a isoclina do predador também pode contribuir para a estabilidade da interação. Enquanto uma isoclina de predador vertical gera ciclos populacionais em equilíbrio neutro, uma isoclina de predador diagonal crescente gera ciclos amortecidos, e uma isoclina de predador horizontal gera um ponto de equilíbrio estável (Figura 6.15).

Estas regras geométricas têm um sentido biológico intuitivo. Quanto mais a vítima e o predador forem independentes um do outro, mais estável será a sua interação. Por exemplo, suponha que a isoclina da vítima é vertical e a isoclina do predador é horizontal (Figura 6.14). Neste caso, as capacidades de suporte do predador e da vítima são completamente independentes uma da outra e as duas espécies coexistirão num equilíbrio muito estável. É difícil gerar ciclos com base


(a)
Número de predadores (P)
Número de vítimas (V)
(b)
Número de predadores (P)
Número de vítimas (V)
(c)
Número de predadores (P)
Número de vítimas (V)

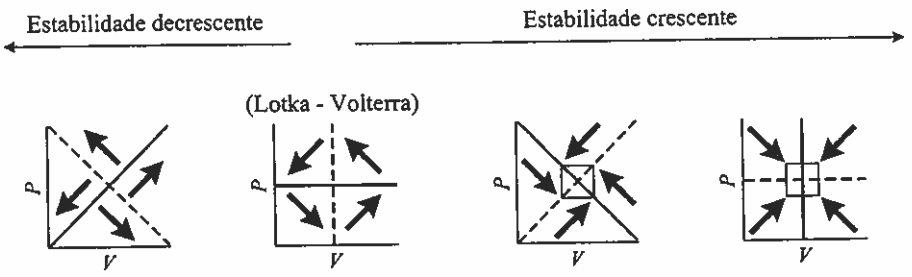


Figura 6.14 Efeitos da rotação das isoclinas de predador e de presa sobre a estabilidade do equilíbrio. Relativamente ao equilíbrio neutro do modelo de Lotka-Volterra, rotações das isoclinas no sentido horário levam a equilíbrios mais estáveis; rotações no sentido contrário levam a equilíbrios menos estáveis.

em modelos predador-presa simples, em parte porque os ciclos requerem um nível de dependência especial entre as populações do predador e da vítima, tal como no modelo de Lotka-Volterra.

Exemplos Empíricos

CICLOS POPULACIONAIS DE LEBRES E LINCES

A previsão essencial do modelo de Lotka-Volterra é a variação cíclica das populações de predador e de vítima. O exemplo mais famoso deste comportamento cíclico é o caso do Lince canadense (*Lynx canadensis*) e da sua principal presa, a Lebre da neve (*Lepus americanus*). O ecólogo Charles Elton analisou uma série de registros do comércio de peles destas duas espécies pela *Hudson's Bay Company* do Canadá e descobriu a evidência de ciclos populacionais de longo termo (Elton and Nicholson 1942). A principal causa de mortalidade das lebres é a predação (Smith et al. 1988); a população de lebres oscila com um pico de abundância aproximadamente a cada 10 anos (Figura 6.16). A população de linces parece altamente sincronizada com a de lebres, atingindo picos de abundância um ou dois anos depois. Estas não são as únicas populações de presa e predador que variam ciclicamente nas latitudes boreais. Populações de Rato-almiscarado, Galo silvestre e Lagópode descrevem ciclos de nove a dez anos, enquanto os herbívoros de menor tamanho, como os Arganazes e os Lemingues

Figura 6.13 (a) Efeito da capacidade de suporte na isoclina do predador. Se a população do predador for limitada por outros fatores além da abundância da vítima, a isoclina do predador se dobra para a direita. Não importa qual o tamanho da população de vítimas, a população do predador é limitada pela sua capacidade de suporte. (b) Efeito da disponibilidade de presas alternativas sobre a isoclina do predador. Se o predador não é especializado na vítima, a população de predadores pode crescer mesmo quando a abundância das vítimas é zero. (c) Efeito da abundância das vítimas sobre a isoclina do predador. Se o tamanho da população de vítimas atuar como uma capacidade de suporte para os predadores, a isoclina do predador aumentará com o aumento da abundância das vítimas.

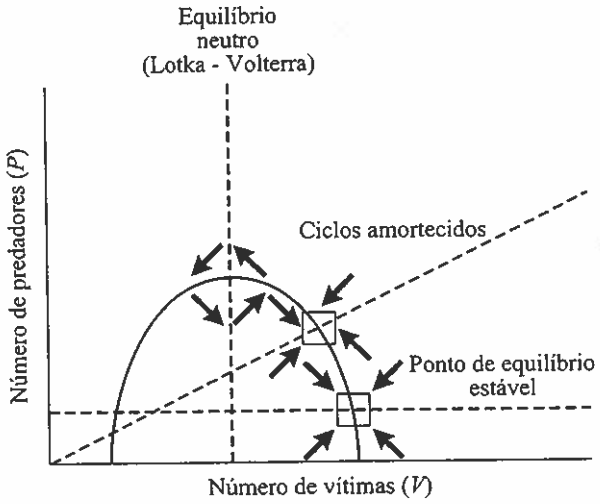


Figura 6.15 Efeitos da rotação da isoclina do predador no sentido dos ponteiros do relógio. À medida que a isoclina roda, a dinâmica passa de ciclos com um equilíbrio neutro, para ciclos amortecidos e finalmente para um ponto de equilíbrio estável. Biologicamente, as três isoclinas do predador correspondem, respectivamente, a um predador completamente especializado na vítima, a um predador cuja capacidade de suporte é proporcional à abundância da vítima e a um predador cuja capacidade de suporte é independente da abundância da vítima.

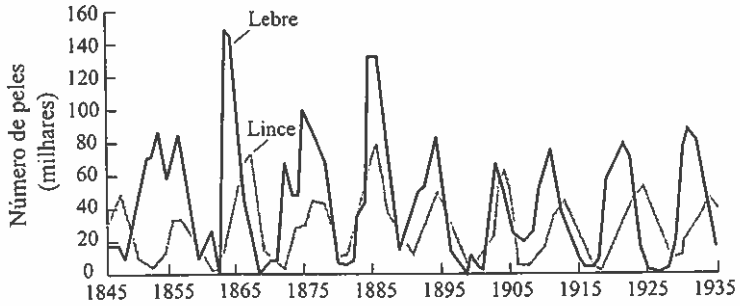


Figura 6.16 Cem anos de registro dos ciclos populacionais de Lebre da neve (*Lepus americanus*) e Lince canadense (*Lynx canadensis*), com base nos dados de capturas de peles da *Hudson's Bay Company*, do Canadá.

descrevem ciclos com picos de quatro em quatro anos. Predadores como as Raposas, Visons, Corujas e Martas também descrevem ciclos em sincronia com as suas presas.

Como os ciclos de lebre e lince são tão óbvios? Uma explicação antiga, de que os ciclos da lebre estariam correlacionados com ciclos de atividade das manchas solares, foi posta de lado porque os ciclos solares duram onze anos, enquanto os das lebres duram dez (Moran 1949). Durante muitos anos, o ciclo lebre-lince apareceu nos livros de texto como o exemplo clássico da comportamento cíclico de predadores e presas previsto pelo modelo de Lotka-Volterra. Mais recentemente, os dados de lebre e lince foram reanalisados com a ajuda de modelos de razão predador-presa (Akcakaya 1992). Estes modelos se baseiam no pressuposto de que a resposta funcional do predador depende não só da abundância da vítima (V), mas também da razão entre as abundâncias da vítima e do predador (V/P) (Arditi & Ginzburg 1989).

Infelizmente, duas observações adicionais complicam um pouco esta história. Primeiro, os ciclos de lebre e lince parecem sincronizados com defasagem de um ou dois anos, ao longo de grandes extensões da América do Norte (Smith 1983). Se os modelos de predador-presa estivessem corretos, esperaríamos encontrar ciclos de diferentes amplitudes e períodos em diferentes populações locais. Segundo, existem áreas ao longo da costa da Columbia Britânica e na Ilha *Anticosti* do Québec, onde não existem linces, mas ainda assim, as populações de lebre oscilam ciclicamente!

Estas observações sugerem que a lebre e o lince não se influenciam reciprocamente. Em vez disso, é possível que a população de linces esteja apenas "seguindo" o ciclo das lebres. Este ciclo parece causado, em parte, por interações das lebres com os seus recursos alimentares. Ervas fortemente afetadas pela herbivoria produzem brotos com altas concentrações de toxinas, menos apetecíveis para as lebres (Keith 1983). Esta proteção química persiste por dois ou três anos após o consumo, contribuindo para o declínio das lebres. Um modelo logístico com retardo, para uma só espécie (Capítulo 2), consegue descrever qualitativamente este tipo de ciclo. No entanto, como a maioria das lebres morre por predação e não por fome, deveriamos considerar a possibilidade da qualidade da comida afetar a susceptibilidade das lebres à predação.

Finalmente, resultados recentes sugerem de novo que as manchas solares podem contribuir para os ciclos. A atividade das manchas solares é associável com marcas de herbivoria das lebres em anéis de crescimento de árvores e com períodos de baixa acumulação de neve (Sinclair et al. 1993). A atividade solar pode servir como um mecanismo de encaixe de fase através de influências indiretas no clima e no crescimento da vegetação. Estes efeitos climáticos generalizados poderiam ser responsáveis pela sincronia das oscilações de lebres e linces ao longo de grandes áreas do Canadá e do Alasca. No entanto, o grau de assincronia entre continentes continua em debate (Ranta et al. 1997, Sinclair & Gosline 1997). Seja qual for a explicação final, está claro que os ciclos de lebre e lince

são mais complexos do que o sugerido pelo ajuste superficial entre os dados e as previsões simples do modelo de Lotka-Volterra.

CICLOS POPULACIONAIS DO LAGÓPODE ESCOCÊS

As interações entre parasitas e hospedeiros representam uma forma especial de "predação", em que a história de vida do predador está intimamente ligada à do seu hospedeiro. Enquanto a maioria dos predadores se beneficia por matar e consumir rapidamente a sua presa, um parasita precisa manter o seu hospedeiro vivo, pelo menos o tempo suficiente para se reproduzir e infectar um novo hospedeiro. Assim, para entender a dinâmica populacional de parasitas e hospedeiros, precisamos modelar a dinâmica dos ovos ou estados larvares, assim como dos hospedeiros e dos parasitas adultos (Anderson & May 1978).

Um bom exemplo para ilustrar esta complexidade é o caso do nematódeo parasita *Trichostrongylus tenuis*, que infecta o Lagópode escocês (*Lagopus lagopus scoticus*) nas turfeiras da Inglaterra e da Escócia. Os vermes adultos habitam no intestino dos lagópodes e os seus ovos saem do hospedeiro com as fezes. Se o ambiente estiver quente e úmido, os ovos eclodem e se desenvolvem até ao estado larvar. As larvas dos nematódeos sobem até às extremidades em crescimento das urzes, onde são consumidas por um novo hospedeiro, recomeçando o ciclo de vida. Uma única ave pode abrigar até 10.000 vermes. À medida que a intensidade da infecção aumenta, a mortalidade de inverno, a perda de ovos e a perda de ninhegos também aumentam (Figura 6.17). Por isso, *T. tenuis* é um potencial regulador do crescimento populacional do lagópode escocês.

Como o lagópode escocês é uma ave de caça muito apreciada na Inglaterra e na Escócia, existem registros detalhados da sua dinâmica populacional e da prevalência de parasitas (Hudson et al. 1992). A Figura 6.18 mostra quatorze anos de registros das populações de parasitas e de hospedeiros em *Gunnerside*, *North Yorkshire*, Inglaterra. A população de lagópode escocês oscila num ciclo de aproximadamente cinco anos. A infestação (número de vermes por hospedeiro) também oscila ciclicamente, com picos próximos aos mínimos do ciclo do lagópode.

Mesmo um modelo relativamente simples da interação lagópode-nematódeo requer um mínimo de três equações diferenciais: uma para o hospedeiro (H), uma para os vermes adultos (P), e uma para os ovos e larvas de vida livre (W; Dobson & Hudson 1992). O crescimento da população de hospedeiros pode ser modelado como:

$$\frac{dH}{dt} = (b - d - cH)H - (\alpha + \delta)P \qquad \text{Expressão 6.19}$$

O primeiro termo $[(b\text{-}d\text{-}cH)H]$ representa o crescimento da população de lagópodes na ausência do parasita. As constantes b e c representam taxas de nata-

lidade e de mortalidade intrínsecas e o termo cH introduz denso-dependência. A primeira parte desta equação, na realidade, é um modelo de crescimento logístico com capacidade de suporte $[(b\text{-}d)/c]$. É realista usar uma capacidade de suporte finita porque os lagópodes são aves territoriais. A segunda parte da equação $[(\alpha+\delta)P]$, representa as perdas devidas ao parasitismo. α é a redução no crescimento populacional do hospedeiro devida aos efeitos do parasita sobre a sobrevivência de lagópodes e δ é a redução devida aos efeitos do parasita sobre a reprodução dos lagópodes. Consideramos estes dois mecanismos separadamente, porque α e δ aparecerão separados em outras equações do modelo.

Em seguida, escrevemos uma equação da taxa de crescimento para os estados de vida livre:

$$\frac{dW}{dt} = \lambda P - \gamma W - \beta WH \qquad \text{Expressão 6.20}$$

Aqui, λ é a fecundidade per capita do parasita dentro do hospedeiro, γ é a taxa de mortalidade de ovos e larvas no campo e βWH é a taxa à qual as larvas são transmitidas para novos hospedeiros. Note a semelhança entre esta última expressão e o termo de "encontros aleatórios" no modelo de Lotka-Volterra (Equações 6.1 e 6.2).

Finalmente, podemos descrever a dinâmica da população de vermes adultos como:

$$\frac{dP}{dt} = \beta WH - (\mu + d + \alpha)P - \alpha \frac{P^2}{H}\left(\frac{k+1}{k}\right) \qquad \text{Expressão 6.21}$$

O primeiro termo (βWH) representa o aumento na população de vermes por transmissão. Isto é equivalente ao componente de perda na população de ovos e larvas. O segundo termo $[(\mu+d+\alpha)P]$ representa a redução no crescimento da população de vermes devida à morte de parasitas (μ), à mortalidade intrínseca de hospedeiros (d) e à mortalidade de hospedeiros pelo parasitismo (α). O último termo, $[\alpha(P^2/H)][(k+1)/k]$, representa as perdas devidas à dispersão espacial dos vermes entre hospedeiros. A constante k descreve a distribuição de vermes entre hospedeiros. Quanto menor o valor de k, maior a agregação de vermes num pequeno número de hospedeiros. A agregação tende a diminuir o crescimento da população de vermes, porque os poucos hospedeiros altamente infestados morrem e levam os seus parasitas com eles! Em contrapartida, se os vermes estiverem distribuídos igual ou aleatoriamente entre hospedeiros, a taxa de crescimento da população de vermes aumenta.

Num modelo com dez parâmetros diferentes, existe uma grande variedade de resultados possíveis. Se a fecundidade dos parasitas e dos hospedeiros não for suficientemente alta, os parasitas se extinguirão e a população de lagópodes au-

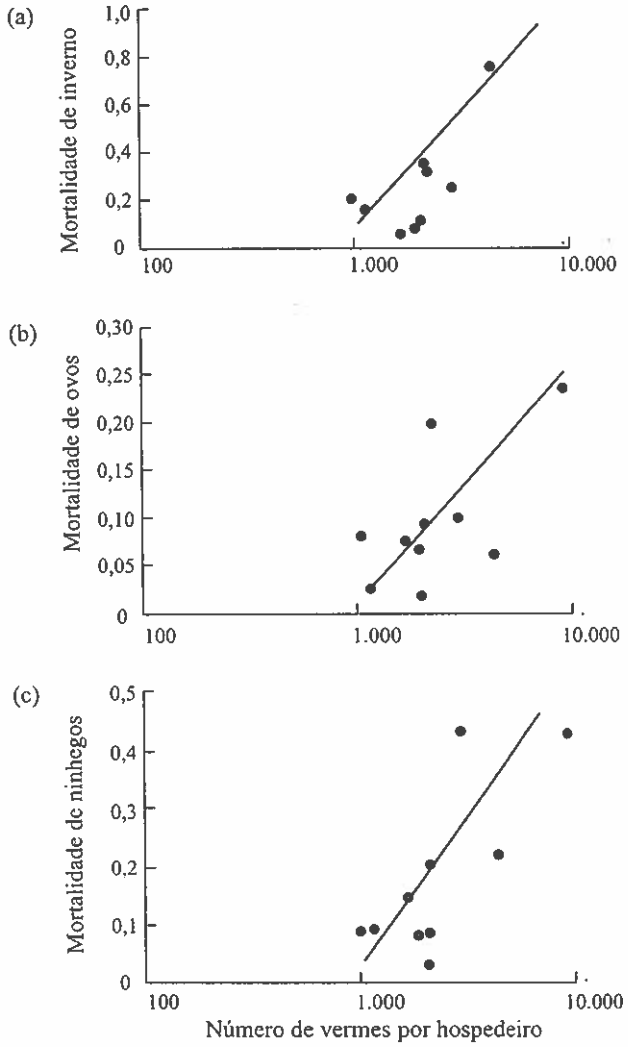


Figura 6.17 Efeitos da infestação por parasitas sobre (a) mortalidade de inverno, (b) mortalidade de ovos e (c) perdas de ninhegos de lagópode escocês (*Lagopus lagopus scoticus*). O eixo dos *x* mostra a infestação média (vermes por hospedeiro) e o eixo dos *y* a mortalidade em cada fator. Como o nematódeo *Trichostrongylus tenuis* reduz tanto a sobrevivência como a fertilidade do lagópode escocês, ele tem o potencial para regular o número de hospedeiros. (Baseado em Hudson et al. 1992)

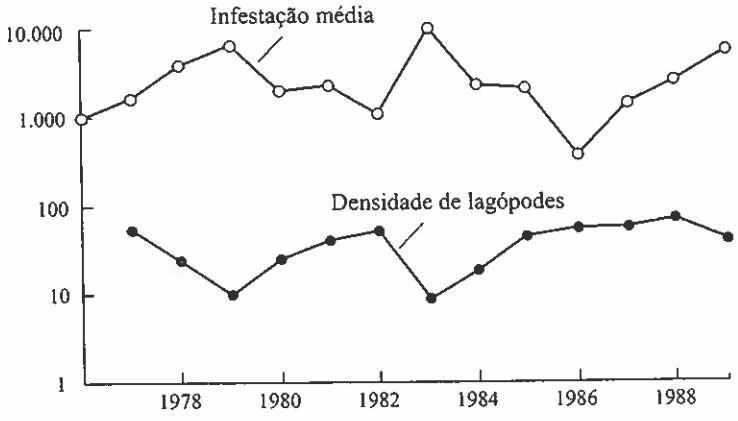


Figura 6.18 Alteração da densidade de lagópode escocês (*Lagopus lagopus scoticus*) nidificante (número de fêmeas por quilômetro quadrado) e infestação média (vermes por hospedeiro) ao longo de 14 anos em *Gunnerside, North Yorkshire*. Tanto a população do lagópode como a do nematódeo, oscilam com um período de aproximadamente 5 anos. Note a escala logarítmica no eixo dos *y*. (Baseado em Dobson & Hudson 1992; dados de Hudson et al. 1992)

mentará até à capacidade de suporte. Se a vida larval dos parasitas for relativamente curta, as populações de lagópode e de parasita coexistirão num equilíbrio estável. Mas se os ovos e as larvas tiverem uma vida longa, o modelo gera ciclos estáveis nas populações do parasita e do hospedeiro. Neste modelo, os ciclos aparecem quando $\alpha/\delta > k$. Em outras palavras, a razão entre os efeitos do parasitismo sobre a sobrevivência (α) e os efeitos do parasitismo sobre a reprodução (δ) precisa exceder o grau de agregação de parasitas entre hospedeiros (k).

Foram usados dados de campo para obter estimativas dos parâmetros nas Expressões 6.19-6.21. O modelo resultante prevê ciclos populacionais com um período de aproximadamente cinco anos, como foi observado em *Gunnerside* (Dobson & Hudson 1992). Este modelo também permite entender melhor outras populações de lagópodes na Inglaterra e na Escócia. Nem todas as populações de lagópode e nematódeo oscilam ciclicamente e as que não têm ciclos populacionais aparecem em áreas de pluviosidade relativamente baixa (Hudson et al. 1985). Com pouca chuva, a sobrevivência dos ovos e das larvas fora do hospedeiro é fraca e o modelo não prevê ciclos.

A interação entre o lagópode escocês e o seu nematódeo parasita é um dos poucos exemplos bem documentados de um "predador" e uma presa que se levam mutuamente a um comportamento cíclico. No entanto, a biologia do sistema é consideravelmente mais complexa do que a descrita no modelo simples de Lotka-Volterra. Os modelos de interação parasita-hospedeiro também são usados para prever a dinâmica do HIV (vírus da AIDS) em humanos.

Problemas

6.1 Suponha que uma população de aranhas e uma população de moscas são governadas por dinâmica de Lotka-Volterra com os seguintes coeficientes: $r = 0{,}1$, $q = 0{,}5$, $\alpha = \beta = 0{,}001$. Se as populações iniciais forem de 200 aranhas e 600 moscas, qual será a dinâmica de curto prazo prevista pelo modelo?

6.2 Suponha que populações de gavião e de pomba oscilam ciclicamente com um pico a cada 10 anos e com $r = 0{,}5$. Se o valor de q for duplicado, o que acontece com o período do ciclo?

* 6.3 Desenhe um espaço de fase onde a isoclina do predador mostra capacidade de suporte e presas alternativas, e onde a isoclina da presa mostra capacidade de suporte e efeito de Allee. Discuta a dinâmica predador-presa nos dois pontos de interseção.

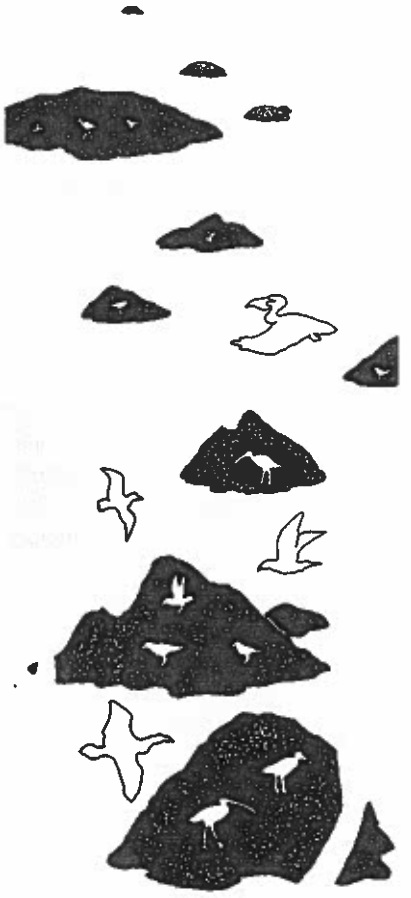
* 6.4 Você estuda uma ave insetívora com resposta funcional de Tipo II para a qual $k = 100$ vítimas / hora e $D = 5$.

a) Qual é a eficiência de captura, α?

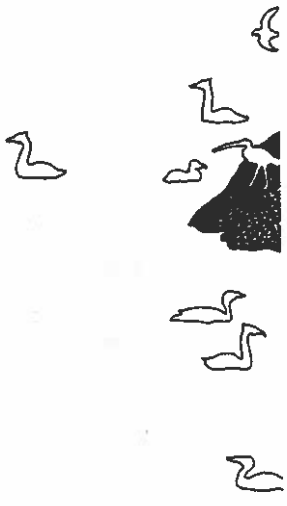
b) Se a abundância das presas for 75, qual é a taxa de alimentação (n/t)?

* Problema avançado

CAPÍTULO 7



Biogeografia de Ilhas



Apresentação e Previsões do Modelo

A RELAÇÃO ESPÉCIES-ÁREA

A **relação espécies-área** é uma das poucas "leis" genuínas em ecologia: ilhas grandes suportam mais espécies que ilhas pequenas. Este padrão se verifica na maior parte dos conjuntos de organismos, desde as plantas vasculares das Ilhas Britânicas, até aos répteis e anfíbios do Caribe. As "ilhas" nem precisam ser oceânicas. Peixes que vivem em lagos, mamíferos que habitam florestas em topos de montanha e insetos que visitam inflorescências de cardo, todos mostram uma relação espécies-área para as ilhas de habitat que lhes correspondem. Um parque nacional ou uma reserva natural podem ser considerados como ilhas rodeadas de um mar de habitat perturbado, por isso, o estudo das relações espécies-área pode ser relevante para a preservação de espécies em paisagens fragmentadas. Este capítulo explora os detalhes da relação entre a área e o número de espécies de uma comunidade (riqueza de espécies).

A Figura 7.1a ilustra uma relação espécies-área típica, relativa às espécies de aves terrestres do Caribe. O eixo x mostra a área da ilha e o eixo dos y mostra o número de espécies de aves terrestres nidificantes. Você pode observar que a relação não é linear: o número de espécies aumenta rapidamente com a área para ilhas pequenas e mais lentamente para ilhas grandes. Em geral nas ilhas oceânicas (**Regra de Darlington**), para duplicar o número de espécies precisamos multiplicar a área da ilha por dez (Darlington 1957). Para um grande número de comunidades, a relação espécies-área pode ser descrita matematicamente por uma simples função de potência:

$$S = cA^z \qquad \text{Equação 7.1}$$

Nesta equação, S é o número de espécies, A é a área da ilha, e z e c são constantes ajustadas que explicaremos em seguida. Se extrairmos o logaritmo (base 10) de cada lado da equação, obtemos:

$$\log(S) = \log(c) + z\log(A) \qquad \text{Equação 7.2}$$

Com a transformação logarítmica a curva espécies-área vira uma linha reta onde a constante $\log(c)$ é o intercepto e a constante z é o declive da linha. A Figura 7.1b mostra os dados das aves do Caribe representados num gráfico onde ambos os eixos usam uma escala logarítmica. Os dados seguem aproximadamente uma linha reta, sugerindo um bom ajuste a uma função de potência.

A área de uma ilha não é o único fator que afeta a riqueza de espécies. A Figura 7.2 mostra o efeito da distância sobre a riqueza de espécies de aves nas Ilhas *Bismarck*, no Oceano Pacífico tropical. A Nova Guiné, provavelmente, atua como "reservatório de origem" para este arquipélago, porque todas as espé-

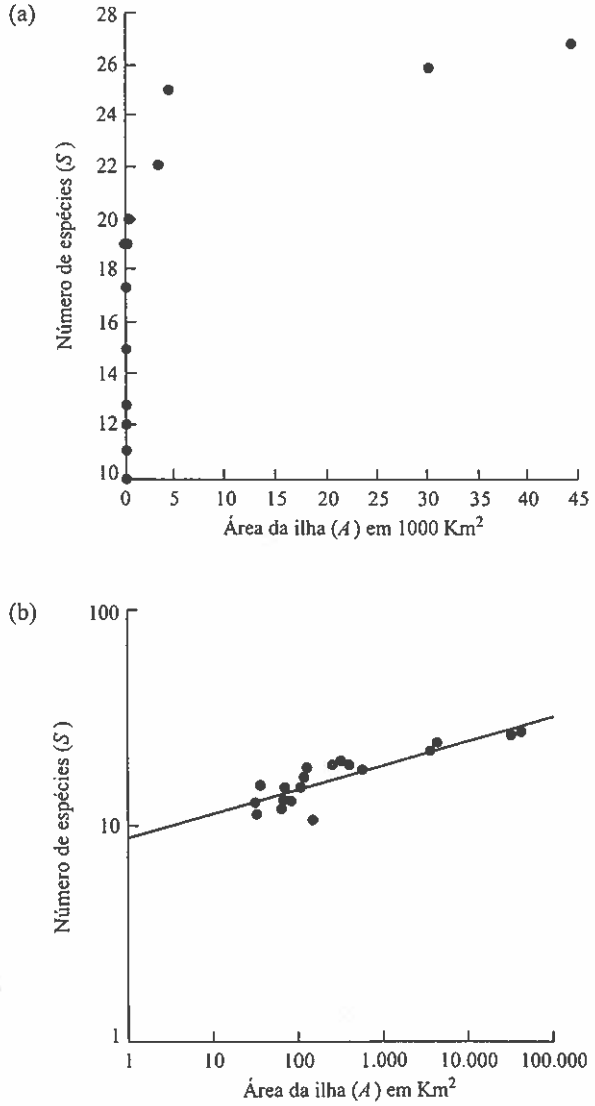


Figura 7.1 (a) Relação espécies-área para aves terrestres nidificantes do Caribe. Cada ponto é uma ilha. Repare como o número de espécies aumenta rapidamente para as ilhas pequenas, mas mais lentamente para as ilhas grandes. (Dados de Gotelli & Abele 1982) (b) Representação logarítmica (base 10) da relação espécies-área. Os dados em (a) foram representados num gráfico logarítmico. A linha reta $\log(S) = 0{,}957 + 0{,}199 \log(A)$ representa a função de potência que melhor se ajusta aos dados. A função de potência propriamente dita é $S = 9{,}049(A)^{0.199}$.

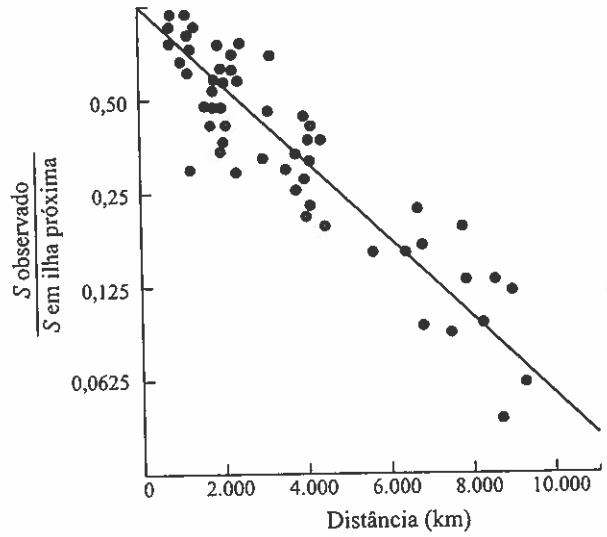


Figura 7.2 Efeito da distância nas aves do arquipélago de *Bismarck*. O eixo dos *x* mostra a distância de cada ilha à Nova Guiné, a suposta origem de espécies. O eixo dos *y* mostra a riqueza de espécies observada, dividida pela riqueza de espécies esperada numa ilha próxima (< 500 quilômetros da Nova Guiné) de tamanho comparável. (Baseado em Diamond 1972.)

cies de aves que aparecem nas Ilhas *Bismark* aparecem também na Nova Guiné. Neste gráfico, o eixo *x* mostra a distância entre cada ilha e a Nova Guiné. O eixo dos *y* mostra o quociente entre o número de espécies observado e o número de espécies esperado numa ilha "próxima" (< 500 km da Nova Guiné) com área semelhante. Veja como a riqueza relativa de espécies diminui à medida que a distância ao reservatório de origem aumenta. Em geral, a riqueza de espécies é menor em comunidades de áreas pequenas ou de áreas isoladas. Nas próximas seções, vamos desenvolver alguns modelos que tentam explicar o **efeito da área** (mais espécies em ilhas grandes que em ilhas pequenas) e o **efeito da distância** (mais espécies em ilhas próximas que em ilhas distantes).

A HIPÓTESE DA DIVERSIDADE DE HABITAT

A explicação mais imediata para a relação espécies-área é que as ilhas grandes têm mais tipos de habitat que as ilhas pequenas. Conseqüentemente, espécies restritas a certos tipos de habitat só poderão ocorrer em ilhas grandes que tenham esses habitats. A relação espécies-área para as aves terrestres do Caribe pode ser explicada, em parte, por este fenômeno. As maiores ilhas da região são as Grandes Antilhas (Cuba, Hispaniola, Jamaica e Porto Rico). Estas ilhas incluem muitos tipos de habitat únicos, como as vastas extensões de pântanos de Cuba

e os pinhais de altitude da Hispaniola, que não ocorrem em nenhuma das ilhas menores. Especialistas de habitat, como a corruíra-de-Zapata (*Ferminia cererai*) em Cuba, e o cruza-bico-de-asa-branca (*Loxia leucoptera*) na Hispaniola, ocorrem apenas nestes habitats únicos. Ilhas de tamanho intermédio, como Guadalupe e Sta. Lúcia, são cones vulcânicos íngremes com menos habitats e menos espécies que as ilhas das Grandes Antilhas. Algumas das ilhas menores, como Antígua e Barbuda, são atóis de coral rasos. Estas são ilhas áridas com vegetação estruturalmente simples, que suportam ainda menos espécies de aves.

Embora a diversidade de habitats possa contribuir para a relação espécies-área, ela não é sempre a explicação correta. Por um lado, muitas espécies não apresentam forte especialização de habitat – como tal, o habitat pode não ser limitante para a distribuição dessas espécies. Por outro lado, existem muitos exemplos de relações espécies-área em lugares com pouca ou nenhuma variação de habitat. Considerando áreas com habitat idêntico, o número de espécies continua sendo maior em ilhas grandes do que em ilhas pequenas, sugerindo que existem outras forças em jogo. Na próxima seção, vamos desenvolver o "modelo de equilíbrio" da biogeografia de ilhas, introduzindo uma hipótese alternativa para explicar as relações espécies-área. Mais para o final do capítulo, descreveremos uma terceira hipótese, o modelo de amostragem passiva, que também explica as relações espécies-área.

O MODELO DE EQUILÍBRIO DA BIOGEOGRAFIA DE ILHAS

O **modelo de equilíbrio da biogeografia de ilhas** foi popularizado por Robert H. MacArthur (1930-1972) e Edward O. Wilson (1929-). Por vezes, o modelo é chamado de "modelo de equilíbrio" ou "modelo de MacArthur-Wilson". A sua premissa básica é de que o número de espécies presentes numa ilha representa um balanço entre a *imigração* recorrente de novas espécies para a ilha e a *extinção* recorrente das espécies que lá residem (MacArthur and Wilson 1963, 1967). Quando as taxas de extinção e de imigração se igualam, o número de espécies atinge um equilíbrio. O conceito é semelhante ao de um N de equilíbrio numa população local (Capítulo 2) e ao de uma proporção de localidades ocupadas no equilíbrio por uma metapopulação (Capítulo 4).

O modelo de equilíbrio assume a disponibilidade de um reservatório fonte de espécies que podem colonizar a ilha. Este reservatório é permanente e se localiza em terra firme. Existem P^* espécies no reservatório e assumiremos, por enquanto, que todas elas têm o mesmo potencial para colonizar, ou para se extinguir. Definimos a **taxa de imigração**, λ_S, como o número de novas espécies colonizando a ilha por unidade de tempo. A **taxa de extinção**, μ_S, é o número de espécies presentes na ilha que se extinguem por unidade de tempo. A taxa

*NT: Mantemos a notação do original, usando a letra P, que designa *pool*, ou reservatório.

de alteração no número de espécies na ilha (dS/dt) é a diferença entre a taxa de imigração e a taxa de extinção.

Logo:

$$\frac{dS}{dt} = \lambda_s - \mu_s \qquad \text{Equação 7.3}$$

Primeiro, vamos definir funções para λ_S e μ_S. Em seguida, vamos igualar a Equação 7.3 a zero e resolver para o número de espécies no equilíbrio. Finalmente, vamos modificar as curvas de extinção e imigração tomando em consideração os efeitos da área e do isolamento sobre a riqueza de espécies.

A Figura 7.3 ilustra a curva de imigração usada no modelo de equilíbrio. O eixo x mostra o número de espécies presentes na ilha. O eixo y mostra a **taxa máxima de imigração**, I, ocorre quando a ilha está vazia. A taxa de imigração *diminui* à medida que se acrescentam mais espécies à ilha. Isto acontece porque, quanto mais espécies são acrescentadas, menos espécies novas restam no reservatório de origem. Finalmente, suponha que todas as espécies do reservatório de origem estão presentes na ilha. Por definição, não pode ocorrer mais imigração, por isso é que a curva de imigração cruza o eixo dos x no ponto $S=P$. Assim, a 'curva' de imigração é uma linha reta descendente, com uma taxa máxima em I e uma taxa mínima em zero, quando $S=P$.

Lembre-se que uma linha reta pode ser definida pela equação $y=a+bx$, onde a é o intercepto e b é o declive. Neste caso, o intercepto é I e o declive (subida por avanço) é $-I/P$. Logo, a equação para a taxa de imigração é:

$$\lambda_s = I - \left(\frac{I}{P}\right)S \qquad \text{Expressão 7.1}$$

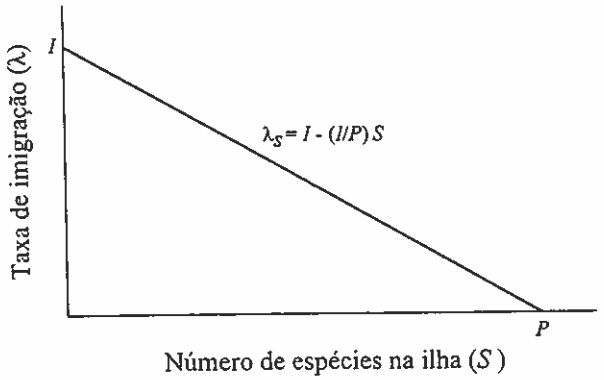


Figura 7.3 Taxa de imigração no modelo de MacArthur-Wilson. A taxa de imigração (número de espécies por unidade de tempo) diminui à medida que aumenta o número de espécies na ilha.

Agora, vamos à taxa de extinção, μ_S. Esperamos que μ_S *aumente* à medida que S aumenta: quanto mais espécies existem na ilha, maior a taxa a que elas desaparecem. Esta relação é inevitável porque cada espécie tem uma probabilidade constante de desaparecimento, por isso, as espécies desaparecem a uma taxa mais rápida quando existem mais espécies na ilha. A **taxa de extinção máxima**, E, vai ocorrer quando todas as espécies do reservatório fonte ocorrerem na ilha ($S = P$). Em contrapartida, se não houver nenhuma espécie na ilha ($S = 0$), a taxa de extinção tem de ser igual a zero. Logo, a curva de extinção também é uma linha reta, com o intercepto em zero e uma taxa máxima de E, que ocorre quando $S = P$ (Figura 7.4):

$$\mu_s = \left(\frac{E}{P}\right) S \qquad \text{Expressão 7.2}$$

Agora que temos as expressões para as taxas de imigração e extinção lineares, podemos substituí-las na Equação 7.3 e obtemos um modelo da alteração da riqueza de espécies na ilha:

$$\frac{dS}{dt} = I - \left(\frac{I}{P}\right) S - \left(\frac{E}{P}\right) S \qquad \text{Expressão 7.3}$$

O número de espécies na ilha atinge o equilíbrio quando dS/dt é igual a zero. Igualando a Expressão 7.3 a zero e resolvendo para S obtemos:

$$S\left(\frac{I+E}{P}\right) = I \qquad \text{Expressão 7.4}$$

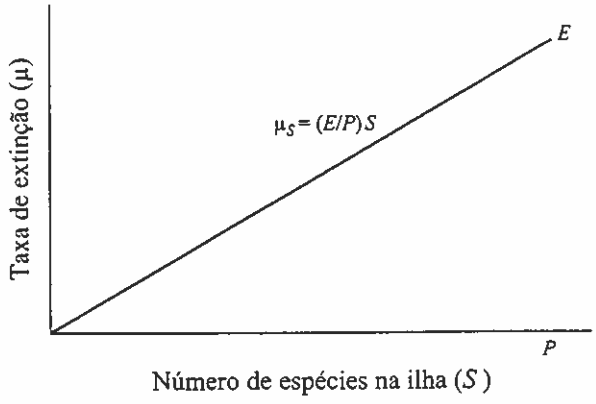


Figura 7.4 Taxa de extinção no modelo de MacArthur-Wilson. A taxa de extinção (número de espécies extintas por unidade de tempo) aumenta à medida que se acrescentam espécies à ilha.

O número de espécies no equilíbrio, $\hat{S}$, será:

$$\hat{S} = \frac{IP}{I+E} \qquad \text{Equação 7.4}$$

O equilíbrio depende do tamanho do reservatório fonte (P) e das taxas máximas de imigração (I) e extinção (E). Graficamente, este equilíbrio é indicado pelo eixo x no ponto correspondente à interseção das curvas de extinção e de imigração (Figura 7.5). Na interseção, a taxa à qual novas espécies são acrescentadas na ilha é cancelada pela taxa à qual as espécies existentes na ilha vão se extinguindo.

Este ponto de equilíbrio é estável. Quando existirem menos espécies que $\hat{S}$, estaremos à esquerda do ponto de interseção. Nesta região do gráfico, a taxa de imigração é maior que a taxa de extinção, e o número de espécies aumenta. À direita da interseção, a extinção é maior que a imigração, e o número de espécies diminui.

A Equação 7.4 mostra que a riqueza de espécies aumenta com o aumento do reservatório de origem e da taxa de imigração, mas diminui com valores altos da taxa de extinção. Note a semelhança entre este equilíbrio e o equilíbrio do modelo de metapopulação ilha-continente (Equação 4.4) que derivamos no Capítulo 4. A interseção das curvas de extinção e imigração também se assemelha à interseção das curvas de natalidade e mortalidade denso-dependentes na nossa derivação do modelo de crescimento logístico (Figura 2.1) no Capítulo 2.

A Figura 7.5 também mostra como o equilíbrio é caracterizado por uma **taxa de substituição**, que é medida no ponto correspondente à interseção das curvas no eixo dos y. Esta taxa de substituição, T*, é o número de espécies que continua chegando (ou sumindo) por unidade de tempo no equilíbrio. T pode ser tomado como uma taxa de extinção ou de imigração, porque as duas se igualam no equilíbrio. Com um pouco de geometria, podemos ver pela Figura 7.5 que:

$$\frac{\hat{T}}{\hat{S}} = \frac{E}{P} \qquad \text{Expressão 7.5}$$

E conseqüentemente:

$$\hat{T}P = \hat{S}E \qquad \text{Expressão 7.6}$$

Rearranjando e substituindo $\hat{S}$ de acordo com a Equação 7.4 obtemos:

$$\hat{T} = \frac{\left(\frac{IP}{I+E}\right)E}{P} \qquad \text{Expressão 7.7}$$

* NT: Por consistência com a notação utilizada na literatura, vamos designar a substituição com um T, do inglês '*turnover*'.

$$\hat{T} = \frac{IE}{I+E} \qquad \text{Equação 7.5}$$

Repare como a taxa de substituição no equilíbrio depende apenas das taxas de imigração e de extinção máximas (I e E) e não do tamanho do reservatório fonte (P). Como seria de esperar, o aumento da taxa máxima de imigração ou de extinção aumenta a taxa de substituição no equilíbrio.

Esta substituição das populações de ilhas no equilíbrio é um aspeto central do modelo de MacArthur-Wilson. Em contraste com muitos dos modelos que estudamos até aqui, o modelo de MacArthur-Wilson não prevê populações estáveis. Pelo contrário, existe sempre colonização e extinção estocástica das populações da ilha. A composição de espécies na ilha está em permanente alteração, embora o número total de espécies permaneça relativamente constante.

Até aqui, construímos um modelo da riqueza de espécies de uma ilha no equilíbrio, mas ainda não explicamos a relação espécies-área. Para isso, precisamos incorporar alguns pressupostos adicionais sobre a demografia das es-

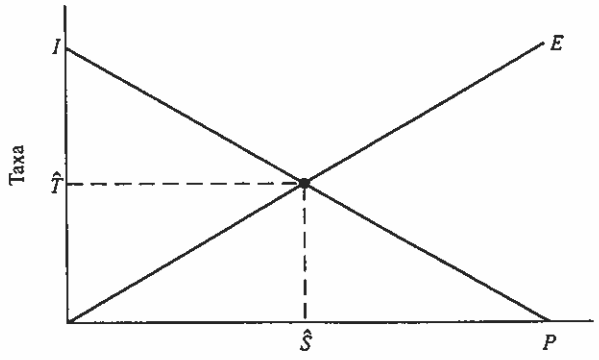


Figura 7.5 Número de espécies no equilíbrio, de acordo com o modelo de MacArthur-Wilson. A interseção das curvas de extinção e de imigração determina o número de espécies no equilíbrio ($\hat{S}$) e a taxa de substituição no equilíbrio ($\hat{T}$).

pécies colonizadoras. O primeiro pressuposto é de que o tamanho populacional de cada espécie é proporcional à área da ilha. Em outras palavras, a *densidade* das populações (número de indivíduos por unidade de área) é a mesma em ilhas de diferentes tamanhos. O segundo pressuposto é de que a probabilidade de extinção de uma população diminui com o aumento do tamanho populacional. Este pressuposto resulta diretamente do modelo de estocasticidade demográfica desenvolvido no Capítulo 1. Como os tamanhos populacionais serão maiores em ilhas grandes que em ilhas pequenas, as taxas de extinção correspondentes serão menores nas ilhas grandes.

Imagine que temos uma ilha grande (A_g) e uma ilha pequena (A_p) que diferem na área, mas são idênticas em diversidade de habitat e distância ao reservatório de origem (Figura 7.6). Como as duas ilhas estão à mesma distância do continente e são colonizadas pelo mesmo reservatório de P espécies, elas têm a mesma curva de imigração. No entanto, a taxa de extinção máxima na ilha grande (E_g) é menor que na ilha pequena (E_p) porque os tamanhos populacionais são maiores na ilha grande. Devido a este efeito da área, o número de espécies no equilíbrio é maior na ilha grande e a taxa de substituição dessas espécies é mais baixa.

Podemos também considerar o efeito da distância modificando as curvas de imigração para ilhas próximas e distantes. Suponha que duas ilhas (A_{pr} e A_d) têm a mesma área e os mesmos habitats, mas diferem na distância ao reservatório fonte (Figura 7.7). Como as áreas são iguais, as duas ilhas têm a mesma curva de extinção. Mas a taxa de imigração máxima será mais alta na ilha próxima (I_{pr}) que na ilha distante (I_d). Conseqüentemente, no equilíbrio, a ilha próxima terá mais espécies que a ilha distante. A ilha próxima também terá uma taxa de substituição mais alta que a ilha distante.

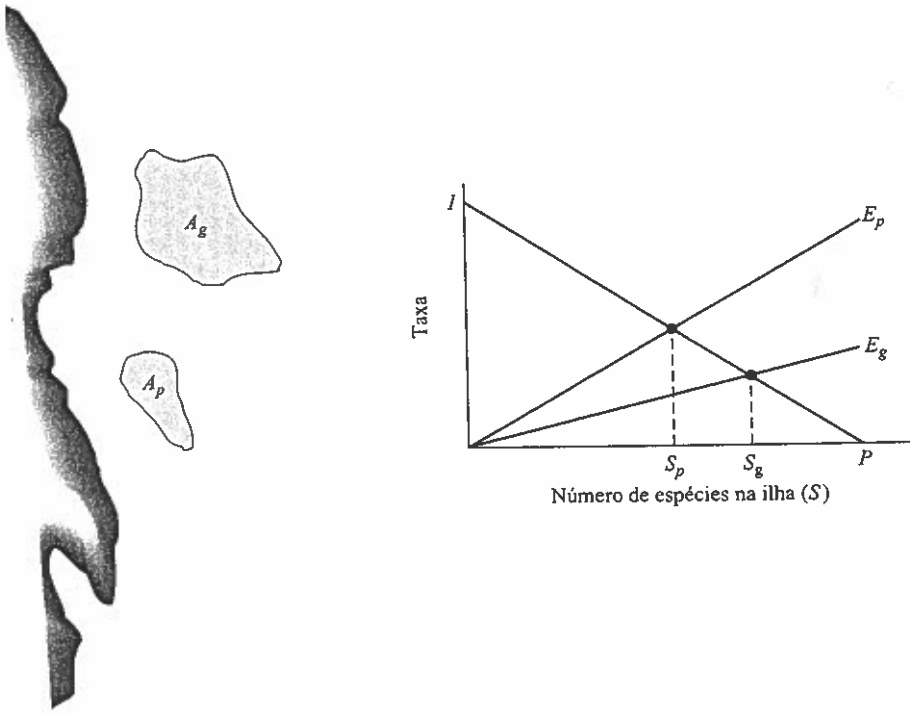


Figura 7.6 Efeito da área no modelo de MacArthur-Wilson. Ilhas menores têm populações menores, o que aumenta a taxa de extinção e resulta em um menor número de espécies no equilíbrio. E_p é a taxa de extinção máxima para ilhas pequenas; E_g é a taxa de extinção máxima para ilhas grandes.

Deste modo, a riqueza de espécies numa ilha do modelo MacArthur-Wilson é unicamente determinada pela geometria da ilha – a sua área determina a taxa de extinção e a sua distância, ou isolamento, determina a taxa de imigração. A interseção destas duas curvas controla o número e a taxa de substituição de espécies no equilíbrio.

Pressupostos do Modelo

Embora o modelo de equilíbrio preveja padrões de riqueza de espécies, os seus pressupostos básicos são ao nível das populações. Os pressupostos são os seguintes:

✓ ***Uma ilha é potencialmente colonizável por um conjunto de P espécies que provêm de um mesmo reservatório fonte e têm probabilidades de extinção e colonização semelhantes.*** Este pressuposto implica que as espécies no reservatório fonte e na ilha não estão sofrendo alterações evolutivas que pos-

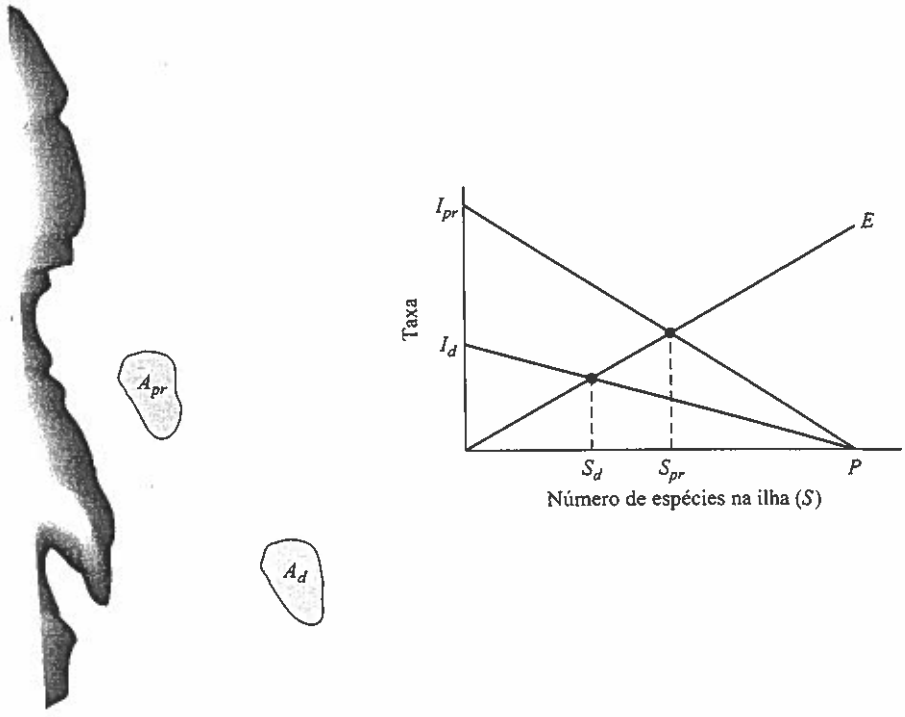


Figura 7.7 Efeito da distância no modelo de MacArthur-Wilson. Ilhas distantes ou isoladas do reservatório fonte têm uma taxa de imigração reduzida, que resulta em um número de espécies baixo no equilíbrio. I_{pr} é a taxa de imigração máxima para ilhas próximas; I_d é a taxa de imigração máxima para ilhas distantes.

sam alterar as suas taxas de extinção ou de colonização. Assim, como muitos modelos ecológicos, o modelo de equilíbrio não incorpora mecanismos evolutivos nem restrições históricas na previsão da riqueza de espécies.

✓***A probabilidade de colonização é inversamente proporcional ao isolamento ou distância ao reservatório fonte.*** Ilhas isoladas têm curvas de imigração mais suaves que ilhas não isoladas. Na ausência de outros fatores, o isolamento diminui o número de espécies no equilíbrio (ver Problema 7.2).

✓***O tamanho da população de uma espécie é proporcional à área da ilha.*** Em outras palavras, a densidade de cada população (número de indivíduos /área) não varia através do arquipélago. Modelos alternativos (Schoener 1976) assumem que as interações competitivas são suficientemente importantes para que o tamanho das populações seja afetado não só pela área da ilha, mas também pela riqueza de espécies.

✓***A probabilidade de uma população se extinguir é inversamente proporcional ao seu tamanho.*** Embora o modelo de equilíbrio não preveja explicitamente os tamanhos populacionais, este pressuposto incorpora a idéia de que a estocasticidade demográfica (ver Capítulo 1) aumenta a chance de extinção das populações pequenas. Este pressuposto e o anterior asseguram uma curva de extinção mais inclinada nas ilhas pequenas do que nas ilhas grandes, resultando numa curva espécies-área.

✓***A colonização e a extinção de populações locais são independentes da composição de espécies na ilha.*** Em contraste com os modelos clássicos de competição (Capítulo 5) e predação (Capítulo 6), o modelo de equilíbrio assume que a presença de uma espécie não afeta a colonização ou a extinção de outra. Se as extinções são independentes da composição de espécies, a comunidade da ilha é "não-interativa". Se as colonizações são independentes umas das outras, a comunidade da ilha não está sofrendo uma transformação sucessional, porque a ordem particular de chegada e partida das espécies não é importante.

Variações do Modelo

CURVAS NÃO-LINEARES DE IMIGRAÇÃO E EXTINÇÃO

A curva linear de imigração implica em que todas as espécies tenham o mesmo potencial para dispersar e para colonizar ilhas. Mas suponha que algumas espécies são muito melhor dispersoras e colonizadoras que outras. Estas estariam entre as primeiras espécies a colonizar uma ilha vazia, enquanto as piores dispersoras chegariam mais tarde na seqüência de colonizações. A dispersão

diferenciada resulta numa curva de imigração exponencial, com um declínio acentuado no início, e uma diminuição mais lenta à medida que cresce o número de espécies na comunidade (Figura 7.8).

Igualmente, a curva de extinção linear implica que as extinções das espécies são independentes umas das outras. Seria mais realista assumir que a competição aumenta a taxa de extinção quando o número de espécies é alto. Neste caso, a curva de extinção aumenta exponencialmente com S (Figura 7.8). Os livros texto costumam apresentar o modelo de MacArthur-Wilson com estas curvas de imigração e de extinção não-lineares. Felizmente, as previsões básicas do modelo são as mesmas, seja com curvas lineares ou com curvas não-lineares.

EFEITOS DE ÁREA E DE DISTÂNCIA

No modelo de MacArthur-Wilson, tanto a área como a distância afetam a extinção e a imigração. Mas o modelo básico descreve apenas dois mecanismos: o efeito da área na extinção e o efeito da distância na imigração (Figura 7.9). Nas duas próximas seções, vamos explorar brevemente o efeito da distância sobre a extinção ("efeito de resgate") e o efeito da área da ilha sobre a imigração ("efeito de alvo"). Estas modificações incorporam mais realismo biológico, mas elas também complicam as previsões do modelo simples de MacArthur-Wilson. Finalmente, vamos desenvolver um modelo de "amostragem passiva" que consegue explicar a relação espécies-área sem invocar especialização de habitat ou equilíbrio no número de espécies.

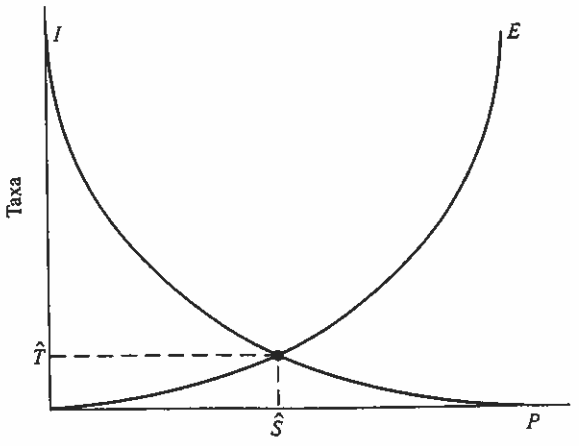


Figura 7.8 Curvas não-lineares de imigração e extinção no modelo de MacArthur-Wilson. Estas curvas podem refletir a influência das interações entre espécies na taxa de extinção, e da capacidade de colonização diferenciada na taxa de imigração. Qualitativamente, as previsões deste modelo não-linear são semelhantes às do modelo linear descrito no texto.

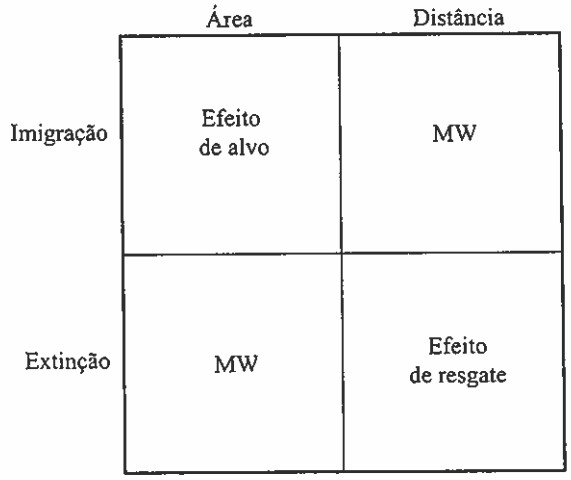


Figura 7.9 Efeitos da área e da distância no modelo de MacArthur-Wilson. O modelo básico (MW) considera os efeitos da área sobre a taxa de extinção e da distância sobre a taxa de imigração. Extensões do modelo básico incorporam o efeito da distância sobre a taxa de extinção (efeito de resgate), ou o efeito da área sobre a taxa de imigração (efeito de alvo).

O EFEITO DE RESGATE

O modelo de MacArthur-Wilson assume que a distância (ou isolamento) afeta apenas a taxa de imigração. No entanto, como vimos no Capítulo 4, o isolamento também pode afetar a probabilidade de extinção. Nos modelos de metapopulação do Capítulo 4, definimos o efeito de resgate como uma redução na probabilidade de extinção local associada a um aumento na proporção de manchas ocupadas. No modelo de ilhas, podemos definir o efeito de resgate como uma redução na probabilidade de extinção local em ilhas próximas relativamente à mesma probabilidade em ilhas distantes (Brown & Kodric-Brown 1977). A Figura 7.10 ilustra a alteração das curvas de extinção e de imigração na presença de um efeito de resgate. A previsão básica de que ilhas grandes têm mais espécies que ilhas pequenas não é alterada pelo efeito de resgate. No entanto, o modelo de MacArthur-Wilson original prevê *menos* substituição de espécies nas ilhas mais isoladas porque elas recebem menos imigrantes. Em contrapartida, o efeito de resgate pode gerar *mais* substituição em ilhas mais isoladas devido a um aumento na taxa de extinção.

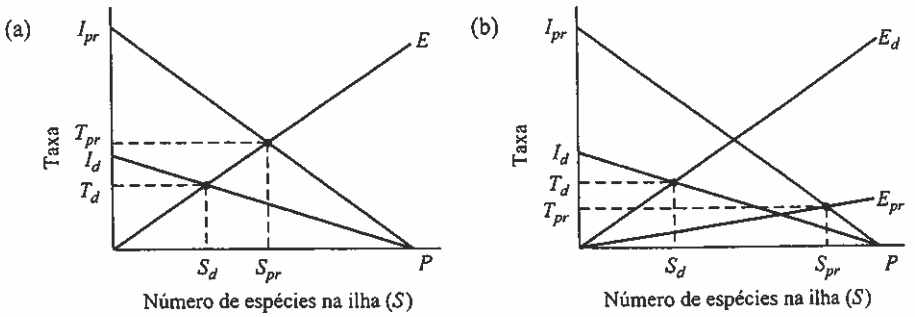


Figura 7.10 O efeito de resgate promove uma redução da taxa de extinção em ilhas próximas relativamente a ilhas distantes. Enquanto o modelo simples de MacArthur-Wilson prevê substituição mais alta em ilhas próximas (a), o efeito de resgate pode resultar num aumento da substituição em ilhas mais distantes (b). T_{pr} é a taxa de substituição em ilhas próximas; T_d é a taxa de substituição em ilhas distantes.

O EFEITO DE ALVO

O modelo de MacArthur-Wilson considera que a área afeta apenas a taxa de extinção. No entanto, a área de uma ilha também pode afetar a taxa de imigração. Se pensarmos nas ilhas como alvos que interceptam indivíduos colonizadores, é fácil conceber que as ilhas grandes tenham taxas de imigração mais altas que as ilhas pequenas (Lomolino 1990). Podemos incorporar este **efeito de alvo** se assumirmos que a taxa de imigração é mais alta nas ilhas grandes que nas ilhas pequenas. Como na nossa análise do efeito de resgate, esta mudança não altera o padrão do número de espécies em ilhas grandes e pequenas. Se o efeito de alvo for suficientemente forte, o modelo continua prevendo uma relação espécies-área, porém a substituição será maior nas ilhas grandes que nas ilhas pequenas (Figura 7.11).

O MODELO DE AMOSTRAGEM PASSIVA

As curvas de taxas não-lineares, efeito de resgate e efeito de alvo são variações bastante simples do modelo de equilíbrio de MacArthur-Wilson. Tal como o modelo original, estas variações descrevem a riqueza de espécies como um balanço entre a imigração em curso e a extinção em curso. Mas não haverá uma explicação mais simples para a relação espécies-área? Suponha que as ilhas funcionam como "alvos" passivos que acumulam indivíduos ao acaso. Mesmo na ausência de substituição de equilíbrio ou de efeitos de habitat, continuaríamos prevendo que as ilhas grandes acumulassem mais espécies, apenas por um processo aleatório.

Por analogia, é útil pensar nas ilhas como um conjunto de alvos. A área de cada ilha é equivalente à área de cada alvo. Cada organismo é um dardo que

é lançado para o conjunto de alvos aleatoriamente. Dardos de diferentes cores representam diferentes espécies. Suponha que jogamos um conjunto destes dardos nos alvos. Aleatoriamente, esperamos que os alvos maiores acumulem mais dardos, e conseqüentemente mais cores, que os alvos menores. Da mesma forma, se os indivíduos colonizarem as ilhas ao acaso, as ilhas maiores deveriam acumular mais indivíduos e mais espécies que as ilhas menores.

Podemos desenvolver este **modelo de amostragem passiva** a partir de alguns princípios básicos de teoria das probabilidades (Coleman et al. 1982). Para começar, assuma que temos um conjunto de k ilhas. Vamos usar o índice de contagem i para designar a i-ésima ilha. A área da i-ésima ilha da lista é designada por a_i. Por exemplo, se a quinta ilha da nossa lista tiver uma área de 100 quilômetros quadrados, $a_5 = 100$. Igualmente, assumimos um conjunto de s espécies. O índice de contagem j designará a j-ésima espécie. A abundância total da espécie j (somada através das ilhas) será n_j. Por exemplo, se existirem um total de 300 indivíduos da sexta espécie em todo o arquipélago, $n_6 = 300$.

Considere que a soma das áreas de todas as ilhas é igual a A:

$$A = \sum_{i=1}^{k} a_i \qquad \text{Expressão 7.8}$$

Em seguida, defina x_i como a **área relativa** da i-ésima ilha:

$$x_i = \frac{a_i}{A} \qquad \text{Expressão 7.9}$$

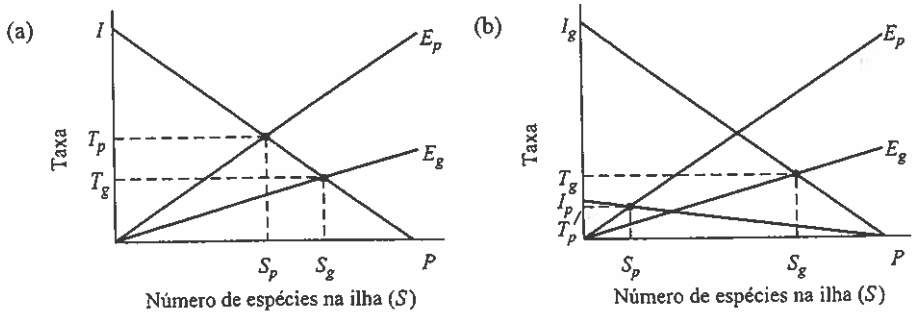


Figura 7.11 O efeito de alvo promove um aumento da taxa de imigração em ilhas grandes relativamente a ilhas pequenas. Enquanto o modelo de MacArthur-Wilson simples prevê substituição mais alta em ilhas menores (a), o efeito de alvo pode aumentar a substituição nas ilhas grandes (b). T_g é a taxa de substituição em ilhas pequenas; T_p é a taxa de substituição em ilhas grandes.

Note que a soma destas áreas relativas é igual a 1,0:

$$\sum_{i=1}^{k} x_i = 1{,}0 \qquad \text{Expressão 7.10}$$

x_i também pode ser interpretado como a probabilidade de um indivíduo lançado ao acaso vir a interceptar uma ilha de área a_i. Logo, a probabilidade de um indivíduo *não* atingir (ou falhar) uma determinada ilha é:

$$P(\text{1 falha}) = 1 - x_i \qquad \text{Expressão 7.11}$$

Para a espécie j, a probabilidade de que *todos* os n_j indivíduos falhem a ilha é:

$$P(n_j \text{ falhas}) = (1 - x_i)^{n_j} \qquad \text{Expressão 7.12}$$

A Expressão 7.12 nos dá a probabilidade de que nenhum dos n_j indivíduos da espécie j caia na ilha. Portanto, a probabilidade de que *pelo menos* um indivíduo da espécie j caia na ilha é:

$$P(\text{espécie } j \text{ ocorre na ilha } i) = 1 - (1 - x_i)^{n_j} \qquad \text{Expressão 7.13}$$

Finalmente, se somarmos todas estas probabilidades para todas as espécies, obtemos a riqueza de espécies esperada para a ilha i [$E(S_i)$]:

$$E(S_i) = \sum_{j=1}^{s} \left[1 - (1 - x_i)^{n_j}\right] \qquad \text{Equação 7.6}$$

Porque a riqueza de espécies esperada deveria igualar a soma das probabilidades de ocorrência das espécies? Suponha que a probabilidade de ocorrência de cada espécie era 0,5. Intuitivamente, você esperaria que aproximadamente metade das espécies do arquipélago ocorressem na ilha. Existe uma variância associada a este valor esperado (Coleman et al. 1982) mas a sua derivação fica além do âmbito deste livro.

Tal como o modelo de MacArthur-Wilson, o modelo de amostragem passiva prevê mais espécies nas ilhas grandes que nas pequenas. No entanto, o modelo de MacArthur-Wilson prevê extinção recorrente e substituição das populações das ilhas, enquanto o modelo de amostragem passiva não invoca substituição. Em vez disso, o modelo de amostragem passiva prevê que uma espécie abundante tenha maior chance de ocorrer numa ilha do que uma espécie com menos indivíduos. Na verdade, se uma ilha for extraordinariamente pequena, é muito pouco provável que alguma vez lá ocorra uma espécie rara. Assim, o modelo de amostragem passiva nos dá maior poder preditivo sobre a composição de espécies do que o modelo de MacArthur-Wilson. O modelo de amostragem passiva não considera explicitamente o efeito da distância, embora pudéssemos estender a teoria modificando a área relativa do alvo em função da sua distância ao reservatório de origem.

Exemplos Empíricos

INSETOS EM ILHAS DE MANGUE

O mais famoso teste do modelo de equilíbrio foi realizado por Edward O. Wilson e o seu aluno, Daniel Simberloff. Estes autores estudaram os insetos que colonizam pequenas "ilhas" de mangue no arquipélado das *Florida Keys* (Simberloff & Wilson 1969, Wilson & Simberloff 1969). Cada ilha consistia em uma ou várias árvores de mangue vermelho (*Rhizophora mangle*) crescendo em água do mar pouco profunda. O reservatório de origem para estas ilhas era de aproximadamente 250 espécies de artrópodes e cada ilha suportava entre 20 e 50 espécies. Existem milhares de ilhas de mangue deste tipo nas *Florida Keys*, cada uma com a sua área e a sua distância à origem dos colonizadores.

Simberloff e Wilson escolheram seis ilhas para manipulação experimental e realizaram um levantamento cuidadoso de todos os artrópodes que lá existiam no início do experimento. Em seguida, as ilhas foram cobertas com uma lona e fumigadas com um inseticida, brometo de metila, para matar todos os artrópodes. Ao longo do ano seguinte, os autores fizeram vários levantamentos das ilhas, registrando a presença de diferentes insetos em processo de recolonização. As previsões básicas do modelo de equilíbrio foram confirmadas: na maioria das ilhas, após 250 dias o número de espécies tinha retornado para um nível aproximadamente igual ao que precedia a defaunação (Figura 7.12). Ilhas grandes e próximas acumularam mais espécies que as ilhas pequenas e distantes.

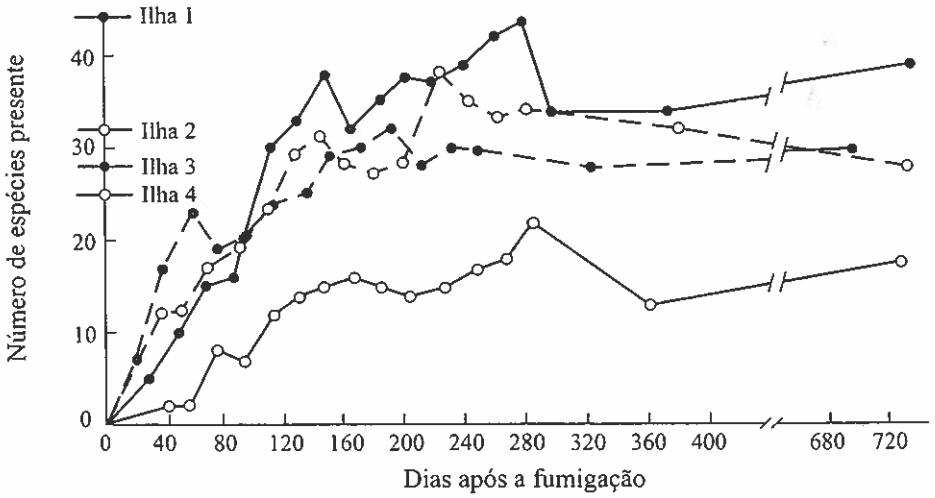


Figura 7.12 Recolonização de insetos em quatro ilhas de mangue defaunadas. O eixo dos *y* indica a riqueza de espécies de cada ilha antes da fumigação. Após 250 dias, a maioria das ilhas atingiu uma riqueza de espécies equilíbrio aproximadamente igual à riqueza inicial. (De Simberloff & Wilson 1969)

Talvez ainda mais relevante, os levantamentos sucessivos revelaram uma substituição considerável na composição de espécies – a previsão essencial do modelo de MacArthur-Wilson. A Figura 7.13 mostra parte dos dados de recolonização para uma das seis ilhas experimentais. Embora o número de espécies tenha retornado aproximadamente a um equilíbrio, a identidade das espécies muda consideravelmente de censo para censo, com uma taxa de substituição estimada em 0,67 espécies por dia.

Não obstante, Simberloff (1976) reanalisou os dados do mangue e questionou a idéia de que tivesse havido tanta substituição. O questionamento salienta a importância de distinguir entre extinções locais de populações reprodutivas relativamente isoladas e a breve passagem de indivíduos em trânsito entre ilhas. Na nova análise, Simberloff excluiu dos dados todas as populações representadas por apenas um ou dois indivíduos, por ser pouco provável que elas representassem populações reprodutivas. Ele também excluiu as populações que desapareciam antes de ter passado tempo suficiente para a reprodução. A estimativa corrigida da substituição foi de 1,5 extinções por ano! Simberloff (1976) defende que um teste da teoria de equilíbrio requer uma definição cuidadosa do que realmente significa uma "colonização" e que a maioria das substituições observadas nas comunidades de insetos das ilhas de mangue se deu entre espécies transientes.

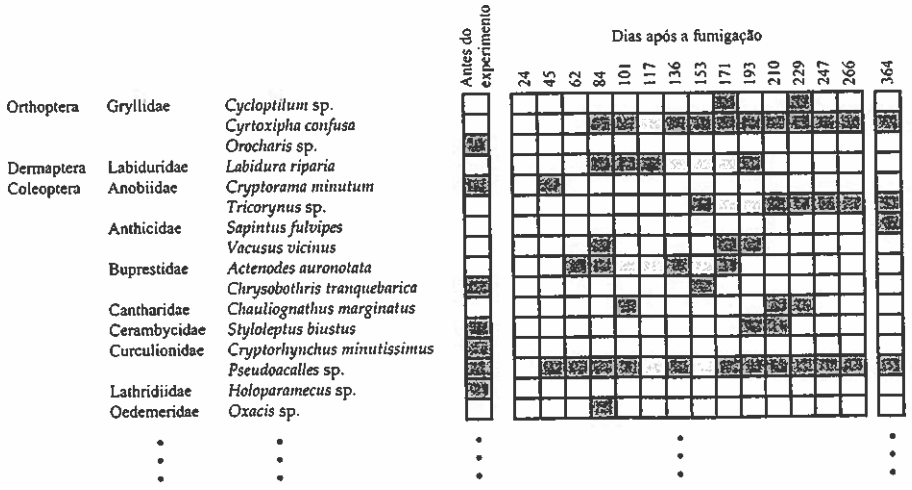


Figura 7.13 Registros de colonização e extinção para uma ilha de mangue. Cada linha é uma espécie e cada coluna é um censo. Os registros mostrados correspondem a 16 das 90 espécies de artrópodes que colonizaram a ilha. Os quadrados em branco indicam ausência de espécies; os quadrados mais escuros indicam presença. Os quadrados com sombreado claro indicam que a espécie não foi vista, mas a sua presença foi inferida por outros meios. Note a substituição considerável de espécies de um censo para o outro. (De Simberloff & Wilson 1969)

AVES NIDIFICANTES DE *EASTERN WOOD*

Embora as curvas de extinção e colonização (Figura 7.5) sejam a alma do modelo de equilíbrio, elas raramente foram medidas no campo. Entre as raras exceções, salienta-se um estudo de longo-termo das populações de aves numa pequena parcela duma floresta de carvalhos (Williamson 1981). Desde 1947 até 1975, uma equipe de ornitólogos realizou censos anuais de *Eastern Wood*, uma parcela de floresta de carvalhos com 16 hectares em *Surrey*, na Inglaterra. O registro de extinções e colonizações pode ser representado em função do número de espécies presentes em cada ano, que variou de 27 a 36. A curva de imigração se ajustou às previsões básicas do modelo de equilíbrio, diminuindo de um máximo estimado de 16 espécies por ano para um mínimo de zero quando existiam 40 espécies residentes. Isto é um pouco menos que as 44 espécies estimadas para o reservatório fonte. Tal como previsto no modelo de MacArthur-Wilson, a taxa de extinção aumentou com S, embora houvesse tanta variação nos dados que a tendência não foi estatisticamente significativa (Figura 7.14).

Tal como na análise de Simberloff (1976), uma consideração detalhada do estatuto reprodutivo complica a imagem do equilíbrio de espécies. Um núcleo de 14 espécies nidificou na floresta todos os anos. Um segundo grupo de 19 espécies nunca chegou a estabelecer populações seguras. Este grupo incluiu espécies cuja reprodução não foi confirmada (6), espécies representadas só por 1 ou 2 casais na parcela (9), e espécies com territórios maiores do que a parcela (4). As 11 espécies restantes foram nidificantes ocasionais que sofreram extinções freqüentes.

O ajuste destes dados ao modelo de MacArthur-Wilson é relativamente ambíguo. Por um lado, a existência de substituição de espécies e o aspecto qualitativo das curvas de extinção e colonização (Figura 7.14) parecem se enquadrar nos requerimentos básicos do modelo. Por outro lado, a existência de um núcleo de 14 espécies que sempre nidifica na parcela não poderia ter sido prevista pelo modelo de equilíbrio. Esta estrutura de comunidade pode ser bastante típica – um conjunto de espécies com populações estáveis e persistentes e um segundo conjunto de espécies com populações transientes que, se extinguem e re-colonizam freqüentemente. Os modelos que desenvolvemos nos Capítulos 1, 2, 3, 5 e 6 podem ser mais apropriados para as populações persistentes, enquanto os modelos neste capítulo e no Capítulo 4 podem ser mais apropriados para as populações transientes.

AVES NIDIFICANTES NAS ILHAS DO LAGO *PYMATUNING*

Embora o modelo de amostragem passiva tenha sido concebido há mais de 70 anos (Arrhenius 1921), ele só recebeu maior atenção a partir do início dos anos 80. Coleman et al. (1982) desenvolveram previsões matemáticas do modelo de amostragem passiva e testaram estas previsões com dados de aves nidificantes em ilhas. Os autores realizaram censos detalhados de ninhos e territórios de

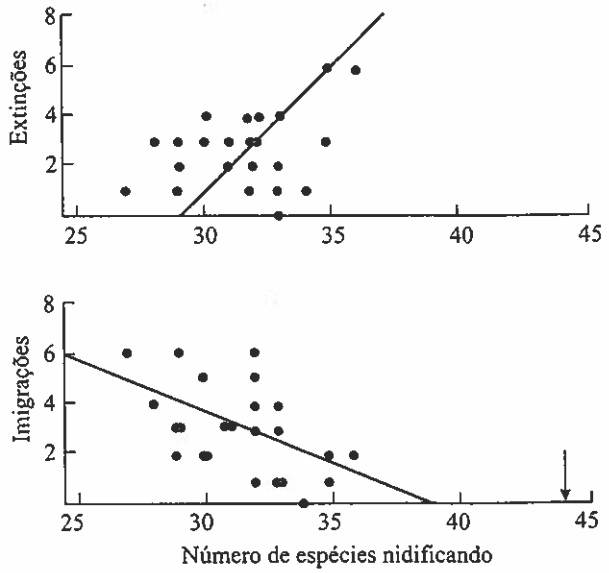


Figura 7.14 Taxas de extinção e de imigração (espécies por ano) para aves nidificantes em *Eastern Wood*. A curva de imigração desceu significativamente com o aumento do número de espécies, mas a curva de extinção mostrou só uma fraca relação positiva com a riqueza de espécies. A seta indica 44 espécies, a estimativa de riqueza para o reservatório de origem. Compare com as Figuras 7.3 e 7.4. (De Williamson 1981)

aves em um conjunto de ilhas no Lago *Pymatuning*, na fronteira entre o Ohio e a Pennsylvania. Originalmente estas ilhas eram topos de colina, até à criação de uma represa em 1932. As ilhas retiveram a sua vegetação de floresta caducifólia e o arquipélago suporta um conjunto de aproximadamente 36 espécies de aves terrestres nidificantes.

Coleman et al. (1982) conheciam a área de cada ilha e assim puderam estimar a abundância de cada espécie nas ilhas. Eles usaram estes dados para prever a riqueza de espécies nas ilhas, de acordo com o modelo de amostragem passiva. Na Figura 7.5, a linha contínua mostra a riqueza de espécies prevista e um intervalo de confiança baseado no modelo de amostragem passiva. A riqueza de espécies se ajustou bastante bem a esta previsão na maioria das ilhas. Na realidade, a previsão da riqueza de espécies nas ilhas pelo modelo de amostragem passiva ficou mais próxima dos valores observados que a previsão da função de potência.

Uma desvantagem do modelo de amostragem passiva é que ele requer estimativas da abundância de todas as espécies em todas as ilhas e estas podem ser difíceis de obter. Uma segunda desvantagem é que a analogia dos alvos é conceitualmente simples, mas biologicamente pouco realista. O sucesso da colonização é afetado por muitos outros fatores além da área da ilha, incluindo

condições meteorológicas e correntes aquáticas, migrações sazonais, recursos alimentares e a presença de outras espécies que possam atuar como predadoras ou competidoras.

Para concluir, a relação espécies-área representa um dos poucos padrões gerais em ecologia, mas a sua causa continua elusiva. As explicações da hipótese de diversidade de habitat, do modelo de MacArthur-Wilson e do modelo de amostragem passiva não são mutuamente exclusivas - cada uma delas pode contribuir para a relação espécies-área. São necessários mais dados sobre diversidade de habitat, substituição de espécies e estrutura do reservatório de origem para entender melhor a contribuição relativa de cada explicação para a curva espécies-área.

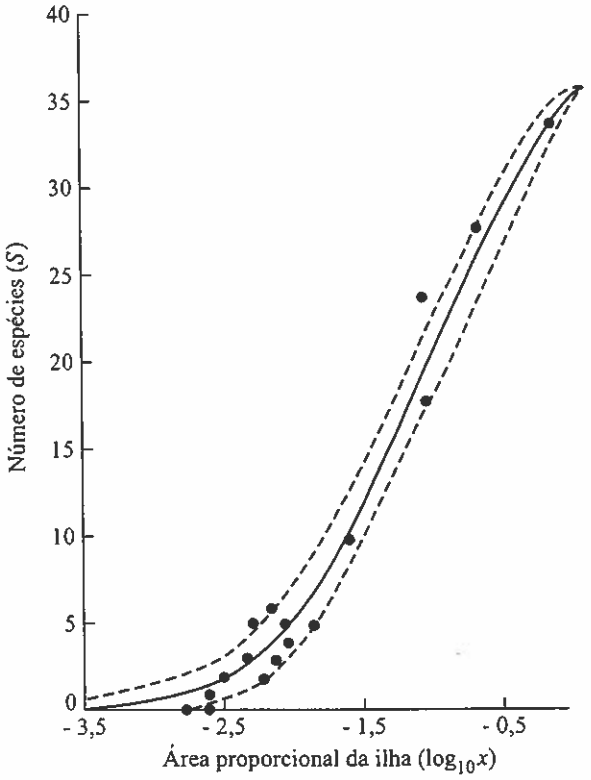


Figura 7.15 Valores observados e esperados para a riqueza de espécies de aves terrestres nidificantes em ilhas do Lago *Pymatuning*. O eixo dos x mostra o logaritmo da área de cada ilha em proporção da área total. A linha contínua mostra a riqueza de espécies esperada e as linhas a tracejado delimitam o intervalo de confiança baseado no modelo de amostragem passiva. Cada círculo indica um valor de riqueza de espécies observada para uma ilha. Repare no bom ajuste entre os dados observados e as previsões do modelo. (De Coleman et al. 1982)

Problemas

7.1 A função de potência que melhor se ajusta aos dados das aves terrestres do Caribe, na Figura 7.1, tem por constantes $c = 8{,}759$ e $z = 0{,}113$. A ilha de Granada tem uma área de aproximadamente 310 quilômetros quadrados e suporta 17 espécies de aves terrestres.

a. Qual é o número de espécies previsto pela função de potência?

b. Suponha que metade da área da ilha desaparece numa erupção vulcânica. Com base na função de potência, quantas espécies deveriam permanecer na ilha?

7.2 Sua colega regressa do Pacífico Sul com dados sobre lagartos em ilhas. "Veja bem", diz ela, "meus dados mostram que tem mais espécies de lagartos em ilhas pequenas que em ilhas grandes. Isso refuta o modelo de equilíbrio de MacArthur-Wilson!" Usando um conjunto apropriado de curvas de extinção e de imigração, mostre como o modelo de MacArthur-Wilson pode prever a ocorrência de mais espécies numa ilha pequena (A_2) que numa ilha grande (A_1).

7.3 Suponha que uma ilha em equilíbrio de MacArthur-Wilson suporta 75 espécies provenientes de um reservatório fonte com 100 espécies. A taxa de extinção máxima (E) é de 10 extinções por ano. Calcule a taxa de imigração máxima (I). Se o I duplicar, qual será a nova riqueza de equilíbrio e a nova taxa de substituição?

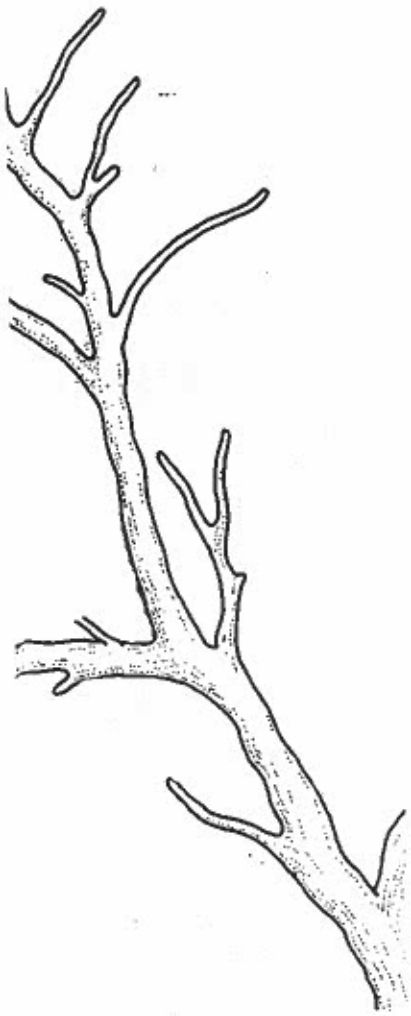
*7.4 Aqui estão alguns dados hipotéticos sobre a abundância de seis espécies de cactos em quatro pequenas ilhas desérticas:

	Ilha 1 (110 ha)	*Ilha 2 (100 ha)*	*Ilha 3 (10 ha)*	*Ilha 4 (5 ha)*
Cacto A	3	0	0	0
Cacto B	1	0	0	0
Cacto C	4	2	3	1
Cacto D	2	0	2	2
Cacto E	1	0	1	0
Cacto F	1	0	0	3

Calcule o número de espécies esperado em cada ilha, de acordo com o modelo de amostragem passiva. Os valores esperados são próximos dos números de espécies observados?

* Problema avançado

CAPÍTULO 8



Sucessão

Apresentação e Previsões do Modelo

Ao estudarem comunidades, os ecólogos fazem freqüentes comparações no espaço, ou seja, entre lugares diferentes. Podemos comparar as espécies de formigas num brejo e numa floresta próxima, ou as flores de dois prados alpinos na encosta de uma montanha. Estas comparações entre imagens "instantâneas" tomadas em lugares diferentes estão na base da ecologia de comunidades. Nosso interesse é descrever como as comunidades diferem de um lugar para o outro e compreender os processos que resultam nestas diferenças (Wiens 1989).

No entanto, as comunidades não aparecem espontaneamente no seu estado atual, nem permanecem constantes no tempo. Pelo contrário, elas vão se formando gradualmente através da colonização e a sua estrutura vai se transformando ao longo do tempo (Huston 1994). Este capítulo trata dos detalhes dessa transformação.

Estudando a dinâmica temporal das comunidades, podemos entender melhor a variedade de comunidades que se encontra em diferentes lugares. Em vez de visitar, por exemplo, 100 localidades de floresta durante uma temporada de campo bastante trabalhosa, talvez preferíssemos sentar debaixo de uma só árvore e olhar a paisagem à nossa volta ao longo de 100 anos. Esta estratégia de observação de "trajetória" revelaria a dinâmica da comunidade e os mecanismos que resultam nas alterações ao longo do tempo (Diamond 1986).

Claramente, não podemos fazer observações de trajetória nessa escala de tempo. Os paleo-ecólogos conseguem usar séries de fósseis e perfis de pólen para reconstruir comunidades do passado (e.g., Spear et al. 1994). No entanto, estes estudos tendem a dar uma imagem bastante grosseira da transformação das comunidades, normalmente tomada numa escala temporal de milhares de anos. Neste capítulo, vamos descrever alguns métodos para estudar a transformação das comunidades ao longo de períodos mais curtos, como anos ou décadas.

TRÊS MODELOS VERBAIS DE SUCESSÃO

A **sucessão**, amplamente definida, é a alteração da estrutura da comunidade ao longo do tempo. Vamos descrever brevemente algumas das idéias e conceitos que têm sido importantes no estudo da sucessão e em seguida, desenvolver um modelo matemático simples para descrever essas alterações.

O processo de sucessão começa com uma comunidade "vazia", sem nenhuma espécie. A **sucessão primária** ocorre com a formação e a colonização de um novo substrato, como quando um vulcão entra em erupção ou um glaciar retrocede. Na **sucessão secundária**, mais comum, uma comunidade pré-existente é removida por uma perturbação. Estas perturbações reiniciam o "relógio" da sucessão, elas constituem um aspecto universal das comunidades. Uma variedade de fenômenos, desde o fogo e a queda de árvores, até aos furacões e o polimento

por massas de gelo em movimento no fundo do mar constituem perturbações naturais que podem iniciar o processo de sucessão. No presente, as perturbações mais freqüentes resultam da atividade humana, incluindo corte raso e queima de florestas, plantio agrícola, urbanização, e exploração de populações naturais ou manejadas. Quando os humanos abandonam estas atividades, a sucessão pode recomeçar, apesar de que as alterações nem sempre sigam na mesma trajetória que antes da perturbação.

Como as espécies regressam após uma perturbação? Durante a sucessão secundária, muitos elementos da comunidade anterior podem se reestabelecer na área perturbada. Isto inclui o desenvolvimento de sementes dormentes, ovos ou estados larvares resistentes, e adultos que sobreviveram aos danos e têm capacidade de regeneração. No entanto, a maior fonte de colonizadores será a dispersão, tanto de juvenis como de adultos. Estes dispersores virão de áreas vizinhas que não foram afetadas pela perturbação.

Bem cedo, os ecólogos fizeram duas observações interessantes acerca da colonização que se segue à perturbação de uma área. A primeira observação foi de que as espécies que colonizam logo após a perturbação tendem a ser bem diferentes das espécies que aparecem mais tarde. Estas **espécies pioneiras** têm histórias de vida que lhes permitem sobreviver nas condições físicas agrestes de uma área recém-perturbada. Estas histórias de vida se caracterizam por uma alta fecundidade e potencial de dispersão, taxas de crescimento populacional rápidas e baixa competitividade – em suma, muitas das características das histórias de vida das espécies *r*-selecionadas (ver Capítulo 3). Como veremos, as espécies pioneiras não persistem indefinidamente e eventualmente são substituídas por outras espécies.

A segunda observação, é que comunidades que sofrem perturbações diferentes e têm aparência diferente no início da sucessão, podem acabar por se tornar semelhantes ao longo do tempo. Por exemplo, manchas de floresta que são danificadas por tempestades, cortadas para agricultura, ou exploradas seletivamente têm certa chance de convergir para uma estrutura similar de crescimento secundário cem anos após a última perturbação.

Estas observações, como a presença de espécies pioneiras e a convergência das comunidades ao longo do tempo, sugeriram que as substituições de espécies ao longo da sucessão seriam determinísticas, não aleatórias. Foram propostos vários modelos para explicar a sucessão e, entre eles, o mais famoso (e o mais antigo) é o **modelo de facilitação**. No modelo de facilitação, uma mancha recentemente perturbada é colonizada por um conjunto de espécies pioneiras. Estas espécies são as únicas que conseguem sobreviver nas condições abióticas árduas deixadas pela perturbação (Clements 1904). Através da sua presença e crescimento, as espécies pioneiras alteram as condições abióticas da mancha. Na sucessão terrestre, as plantas pioneiras tendem a estabilizar os movimentos do solo, sombrear o chão e acrescentar nutrientes ao solo quando os indivíduos morrem e se decompõem. Estas alterações facilitam, ou "preparam o caminho",

para o próximo grupo de espécies a invadir a área, ao mesmo tempo que tornam o ambiente menos adequado para o grupo original de espécies pioneiras. Por exemplo, as plântulas de algumas árvores podem se estabelecer apenas depois das espécies herbáceas terem conseguido a invasão inicial de uma mancha, mas as ervas eventualmente morrerão sob a sombra das árvores.

Devido à alteração das condições ambientais e às interações competitivas, as espécies pioneiras acabam por desaparecer e ser substituídas por um segundo grupo de espécies. Estas espécies também alteram o ambiente e preparam o caminho para outros grupos de espécies que entrarão a seu tempo. No modelo de facilitação clássico, o culminar deste processo é a chamada **comunidade clímax**, que não será substituída por nenhum outro grupo de espécies. A comunidade clímax se auto-substitui e é resistente à invasão, pelo menos até que outra perturbação reinicie o sistema (Clements 1936). A idéia chave do modelo de facilitação é que a sucessão procede numa seqüência previsível de substituição de comunidades: a comunidade A (composta por espécies pioneiras) é substituída pela comunidade B, que por sua vez é substituída pela comunidade C e assim por diante até que se atinge o clímax. A seqüência tem de acontecer numa determinada ordem, porque as alterações de facilitação do ambiente têm de ocorrer antes que se dê a colonização pelo próximo grupo de espécies.

Embora seja claro que existem espécies características da fase inicial da sucessão - as pioneiras, o padrão já não é tão claro na fase final. Muitos ecólogos abandonaram a idéia de uma simples comunidade clímax. Os eventos de colonização iniciais, a influência do tipo de habitat, as alterações ambientais de longo termo, os fatores históricos e os fatores evolutivos levam o processo de sucessão a conclusões idiossincráticas (Facelli & Pickett 1990). Outros ecólogos salientaram que a facilitação não é a única via (Connell & Slatyer 1977, Huston 1994). Por exemplo, as comunidades marinhas que se desenvolvem em molhes de pontões ou paredes de rocha (ver "Dinâmica Populacional de Ascídias Subtidais" no Capítulo 2) são normalmente dominadas por uma única espécie, como uma craca ou um tunicado, que coloniza logo após a perturbação e eventualmente monopoliza todo o espaço disponível (Sutherland 1974).

Estes invasores não são espécies pioneiras no sentido do modelo clássico de facilitação. Pelo contrário, eles encontram uma forma de segurar os seus "lotes" iniciais, e não se deixam substituir até que uma perturbação reinicie o sistema (Law & Morton 1993). Neste **modelo de inibição**, os primeiros colonizadores impedem a entrada das espécies mais tardias, enquanto no modelo de facilitação, as espécies pioneiras promovem o estabelecimento das próximas espécies.

Finalmente, deveríamos considerar a possibilidade dos primeiros colonizadores não inibirem nem promoverem a chegada de espécies tardias. Este **modelo de tolerância** pode ser visto como uma simplificação, uma espécie de hipótese nula, em que as interações bióticas e as alterações do ambiente não têm uma grande influência na sucessão. Mesmo assim, o modelo de tolerância pode originar uma seqüência sucessional ordenada em resultado das diferentes histórias de

vida e potencias de colonização das espécies (Connell & Slatyer 1977). Existem formas mais complexas de categorizar os modelos de sucessão (Noble 1981), mas estes três modelos incorporam os mecanismos mais importantes.

MODELOS MATRICIAIS DE SUCESSÃO

Os modelos de facilitação, inibição e tolerância são descrições *verbais* de como a sucessão poderia proceder. Nós queremos produzir um modelo *matemático* que descreva estes processos mais exatamente e que gere previsões que possam ser testadas no mundo real. Para isto, vamos desenvolver um modelo matricial da sucessão ecológica que descreva, em termos gerais, as formas em que uma comunidade passa de um "estado" para outro ao longo do tempo. Posteriormente, vamos determinar quais valores dos parâmetros deste modelo levam aos comportamentos de facilitação, inibição ou tolerância.

O modelo matricial que vamos utilizar é um método simples mas poderoso para descrever alterações em populações ou em comunidades (Horn 1975, Usher 1979). Na verdade, você já teve contato com este **modelo de Markov**[2] no Capítulo 3, quando discutimos o crescimento com estrutura etária. Tanto o modelo mais simples da matriz de Leslie, como a projeção mais complexa, baseada em classes de tamanho, usam exatamente a mesma maquinaria de multiplicação de matrizes que utilizaremos agora no modelo de sucessão. (Se você ainda não leu o Capítulo 3, deveria voltar atrás agora e lê-lo antes de prosseguir.)

DEFININDO OS ESTADOS

Para começar, precisamos definir um número de estados mutuamente exclusivos que representem comunidades diferentes e discretas. Estes estados podem representar conjuntos de espécies (e.g., "agregado de algas," "esponjas incrustantes"), ou até indivíduos ou grupos de indivíduos da mesma espécie (e.g. "bordo vermelho," "nogueira escamosa"). Torna-se necessário tomar algumas decisões para classificar e organizar as comunidades naturais num pequeno conjunto de estados discretos que sejam reconhecíveis e úteis para nós como ecólogos. Se estes estados representam ou não verdadeiras unidades "naturais" da sucessão é uma questão completamente diferente, uma questão que não pode ser respondida diretamente pelo modelo.

Implicitamente, a escolha dos estados para o modelo também estabelece a escala espacial da mancha. Por exemplo, se os estados representam espécies separadamente, então uma mancha não pode ser tão grande que chegue a incluir mais do que uma espécie ao mesmo tempo. Além dos estados que representam diferentes tipos de comunidade, o modelo também pode incluir um estado de

[2] NA: Andrei Andreyevitch Markov (1856-1922) foi um matemático russo, pioneiro no estudo de seqüências de variáveis aleatórias em que o estado futuro da variável é determinado pelo seu estado presente, mas é independente do caminho pelo qual se chegou ao estado presente.

"espaço aberto", representando o estado da comunidade imediatamente após uma perturbação. Sejam quais forem os estados que se acabem escolhendo, eles terão de ser *mutuamente exclusivos* e *totalmente abrangentes*. Em outras palavras, em qualquer momento, a comunidade pode ser prontamente classificada como um e somente um dos estados definidos (*mutuamente exclusivos*), e os estados têm de incluir todas as comunidades que podem aparecer numa mancha (*totalmente abrangentes*).

ESPECIFICANDO A UNIDADE DE TEMPO

Uma vez definidos os estados, o investigador pode especificar a unidade de tempo do modelo. Ao contrário do que sucede com as equações diferenciais que utilizamos em capítulos anteriores, o modelo de sucessão em estados funciona com tempo discreto e a unidade de medida do tempo tem de ser especificada. Tipicamente, um modelo de sucessão poderá ter uma unidade de tempo de um ano ou uma década. No entanto, há agregados sazonais ou de vida curta, como algas efêmeras ou insetos que colonizam carcaças de animais mortos, que podem ser modelados com uma unidade de semanas ou até mesmo dias.

CONSTRUINDO UM VETOR DE ESTADOS

Suponha que temos um conjunto de n estados possíveis para uma mancha. Imagine que a paisagem consiste num grande número destas manchas. Podemos então criar um **vetor de estados** que nos diz o número de manchas que se encontra em cada estado. Vamos usar um s em negrito como notação para designar este vetor.

Por exemplo, suponha que decidimos modelar a sucessão entre quatro tipos de mancha definidos de acordo com o tipo de vegetação que domina em cada estado: espaço aberto, vegetação herbácea, vegetação arbustiva e floresta. Se fossemos para o campo recensear um conjunto de 500 manchas, poderíamos obter, por exemplo, os seguintes valores:

$$\mathbf{s}(t) = [250\ 100\ 80\ 70] \qquad \text{Expressão 8.1}$$

A expressão entre parênteses (t) nos indica que este é o vetor de estados no tempo t. Assim, 250 manchas são de espaço aberto, 100 são de vegetação herbácea, 80 de vegetação arbustiva e 70 de floresta. Os valores do vetor de manchas têm de ser números reais não negativos. Valores de zero são aceitáveis e indicam que um dos estados, correntemente, não é representado por nenhuma mancha. Nosso modelo vai mostrar como estes números mudam ao longo do tempo e vai também prever uma distribuição das manchas de cada tipo no equilíbrio.

CONSTRUINDO A MATRIZ DE TRANSIÇÃO

Para chegar ao modelo, vamos agora introduzir a sua peça chave: a **matriz de transição**. Esta matriz é equivalente à matriz de Leslie, utilizada para projetar o crescimento populacional no Capítulo 3. No entanto, existem algumas diferenças importantes na forma como interpretamos as transições e nos valores que podem ser introduzidos nesta matriz.

Se existirem n estados no nosso modelo, a matriz de transição **A** será quadrada, com n linhas e n colunas. Os rótulos das linhas e colunas são os nomes dos estados. Cada coluna da matriz representa o estado das manchas no tempo corrente (t) e cada linha representa o estado no próximo tempo ($t + 1$). Os elementos da matriz são probabilidades de transição do estado corrente (coluna) para o próximo estado (linha). (Em seguida explicaremos com mais detalhe esta interpretação das transições.) Assim, no nosso exemplo com quatro estados, temos uma matriz de transição com 4 linhas, 4 colunas e 16 elementos. Aqui está uma matriz típica, que poderia ter sido obtida com dados de campo:

		Estado no tempo t			
		Aberto	***Herbáceo***	***Arbustivo***	***Floresta***
Estado no tempo t + 1	***Aberto***	0,65	0,23	0,25	0,40
	Herbáceo	0,15	0,70	0,25	0,10
	Arbustivo	0,00	0,07	0,25	0,15
	Floresta	0,20	0,00	0,25	0,35

Expressão 8.2

Os elementos da matriz nos dão a probabilidade p_{ij} de uma mancha passar do estado j no tempo t para o estado i no tempo $t + 1$. Por exemplo, a probabilidade de passar do estado herbáceo (coluna) para aberto (linha) é 0,23 e a probabilidade de passar de floresta para o estado herbáceo é 0,10.

As transições entre estados não são necessariamente simétricas. Por exemplo, apesar da probabilidade de passar de estado herbáceo para aberto ser 0,23, a probabilidade de passar de aberto para herbáceo é 0,15. Os elementos na diagonal da matriz indicam a probabilidade de uma mancha ficar no seu estado presente (e não mudar para nenhum dos outros estados) durante um passo no tempo.

Este exemplo ilustra algumas propriedades gerais das matrizes de transição em modelos de sucessão. Primeiro, repare que todos os elementos são números positivos entre 0,0 e 1,0. Isso faz todo o sentido, porque os elementos da matriz são *probabilidades* de transição e as probabilidades nunca podem ser maiores do que 1,0 ou menores do que 0,0. Segundo, repare que a soma de todos os valores de qualquer coluna é igual a 1,0. Porque será? Anteriormente, dissemos que os estados do modelo eram mutuamente exclusivos e totalmente abrangentes. Os elementos de cada coluna representam todos os eventos que podem ocorrer uma

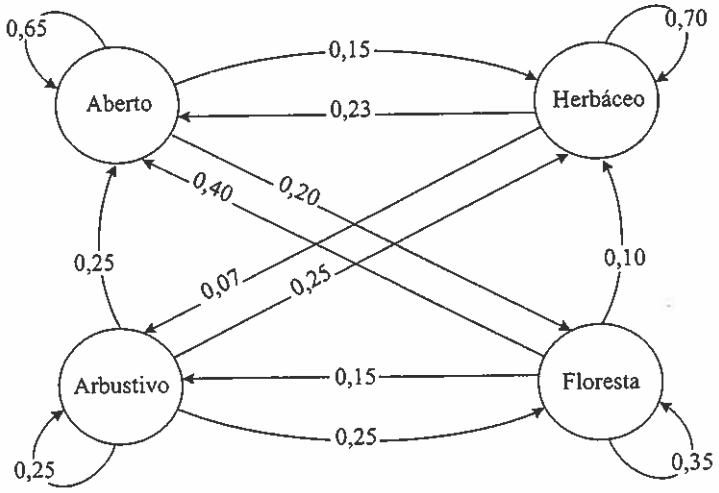


Figura 8.1 Diagrama de setas para a matriz de transição da expressão 8.2.

vez que uma mancha ocupa um determinado estado. Como os estados indicados incluem todos os estados possíveis, as probabilidades têm de somar 1,0 para todos os eventos que podem ocorrer em uma mancha num determinado estado.

DIAGRAMAS DE SETAS

A matriz de transições pode ser representada graficamente com um diagrama de setas. Para fazer o diagrama de setas, desenhe um círculo para representar cada um dos estados do modelo. Use uma seta para conectar dois estados e escreva sobre a seta o valor da transição do estado origem para o estado destino. A matriz de transição da Expressão 8.2 é representada pelo diagrama da Figura 8.1.

PROJETANDO A TRANSFORMAÇÃO DA COMUNIDADE

A matriz de transição resume toda a informação relativa à passagem de manchas de um estado para outro. Esta matriz é um conjunto de "regras" probabilísticas que determinam os possíveis padrões de sucessão, começando em qualquer ponto de partida possível. O próximo passo é a aplicação destas regras ao vetor de estados s. Especificamente, se tivermos o vetor de estados s no tempo t, podemos usar a matriz de transição para determinar o número de manchas em cada estado no tempo $(t + 1)$. Na notação de matrizes, isto significa multiplicar a matriz de transição **A** pelo vetor de estados s no tempo t para obter o vetor de estados s no tempo $t + 1$:

$$\mathbf{s}(t+1) = \mathbf{A}\mathbf{s}(t) \qquad \text{Equação 8.1}$$

No nosso exemplo, começamos com 100 manchas no estado herbáceo no tempo t. Quantas manchas estarão no estado herbáceo em $t + 1$? A resposta virá da multiplicação de cada elemento na linha apropriada da matriz pelo número de manchas correspondentes no vetor de estados. Uma mancha de vegetação herbácea pode aparecer em $t + 1$ de quatro maneiras diferentes: podem ter transições desde manchas que estavam previamente nos estados aberto, arbustivo, ou de floresta, e podem ter manchas herbáceas que continuam sendo manchas herbáceas. Com base na nossa matriz, teríamos:

$$\begin{aligned}\text{Manchas herbáceas } (t+1) &= (0{,}15)(250) + (0{,}70)(100) + (0{,}25)(80) + (0{,}10)(70) \\ &= 134{,}5\end{aligned}$$

Expressão 8.3

O primeiro termo desta multiplicação diz que, das 250 manchas no estado aberto, 15% se transformarão em manchas herbáceas [(0,15)(250)]. A isto, adicionamos as contribuições vindas de manchas arbustivas [(0,25)(80)] e de floresta [(0,10)(70)]. Finalmente, incluímos os 70% de manchas herbáceas que permanecem herbáceas durante a transição [(0,70)(100)]. Assim, começamos com 100 manchas herbáceas no tempo t e terminamos com 134,5 manchas herbáceas no tempo $(t + 1)$.

As transições restantes são calculadas como:

$$\begin{aligned}\text{Manchas perturbadas } (t+1) &= (0{,}65)(250) + (0{,}23)(100) + (0{,}25)(80) + (0{,}40)(70) \\ &= 233{,}5 \\ \text{Manchas arbustivas } (t+1) &= (0{,}00)(250) + (0{,}07)(100) + (0{,}25)(80) + (0{,}15)(70) \\ &= 37{,}5 \\ \text{Manchas de floresta } (t+1) &= (0{,}20)(250) + (0{,}00)(100) + (0{,}25)(80) + (0{,}35)(70) \\ &= 94{,}5\end{aligned}$$

Expressão 8.4

Assim, começamos com o vetor:

$$\mathbf{s}(0) = [250 \quad 100 \quad 80 \quad 70] \qquad \text{Expressão 8.5}$$

e depois de um passo no tempo, obtivemos o vetor:

$$\mathbf{s}(1) = [134{,}5 \quad 233{,}5 \quad 37{,}5 \quad 94{,}5] \qquad \text{Expressão 8.6}$$

Embora os estados das manchas tenham mudado de um tempo para o outro, repare que o número total de manchas (500) continua o mesmo. Agora que temos

a distribuição de estados no tempo $t + 1$, podemos usá-la como ponto de partida para projetar os estados no próximo tempo:

$$\mathbf{s}(t+2) = \mathbf{A}\mathbf{s}(t+1) \qquad \text{Equação 8.2}$$

A cada passo do modelo, multiplicamos a matriz **A** pelo vetor de estados corrente e assim geramos o próximo vetor de estados. Como veremos em seguida, apesar dos nossos valores mudarem no início, posteriormente eles deixam de mudar.

DETERMINANDO O EQUILÍBRIO

Embora o conteúdo do vetor de estados vá mudando, repare que a matriz de transição **A**, que é multiplicada pelo vetor de estados em cada passo, permanece a mesma ao longo de todo o processo. Se continuarmos multiplicando o vetor de estados corrente pela matriz de projeção, veremos que ele atinge rapidamente o seguinte equilíbrio:

$$\mathbf{s}(t) = [223{,}03 \quad 164{,}70 \quad 31{,}52 \quad 80{,}75] \qquad \text{Expressão 8.7}$$

Uma vez atingida esta distribuição, por mais que multipliquemos a matriz pelo vetor, não haverá mais alteração nos elementos do vetor. Ainda mais interessante: será sempre atingido o mesmo vetor de equilíbrio, independentemente de qual seja a distribuição inicial das manchas.

Por exemplo, suponha que a paisagem acabou de sofrer um corte raso, de tal forma que todas as manchas estão no estado aberto. Nesse caso, o vetor de estados inicial seria:

$$\mathbf{s}(0) = [500 \quad 0 \quad 0 \quad 0] \qquad \text{Expressão 8.8}$$

A Figura 8.2 mostra as trajetórias a partir dois vetores iniciais. Na Figura 8.2a você pode ver que, em aproximadamente 5 passos no tempo, o vetor inicial atingiu o estado de equilíbrio. Se todas as manchas começarem no estado aberto (Figura 8.2b), elas atingirão o mesmo equilíbrio. Assim, o equilíbrio não depende das condições iniciais.[5] Pelo contrário, ele é completamente determinado pela matriz de transição **A**.

[5] NA: Os matemáticos chamam esta propriedade de convergência de **ergodicidade**. Um sistema é ergódico quando, a partir de um certo momento, o seu comportamento se torna independente do estado inicial (Caswell 2001). Todos os modelos matriciais simples de sucessão têm este comportamento ergódico. Uma propriedade estreitamente relacionada é a **homogeneidade**. Uma matriz de transição é homogênea se os seus elementos não se alterarem ao longo do tempo. É conveniente pensar na homogeneidade como um pressuposto que simplifica o modelo e na ergodicidade como uma conseqüência matemática desse pressuposto. Adiante, falaremos de algumas matrizes que são não-homogêneas e que, conseqüentemente, podem não ser ergódicas.

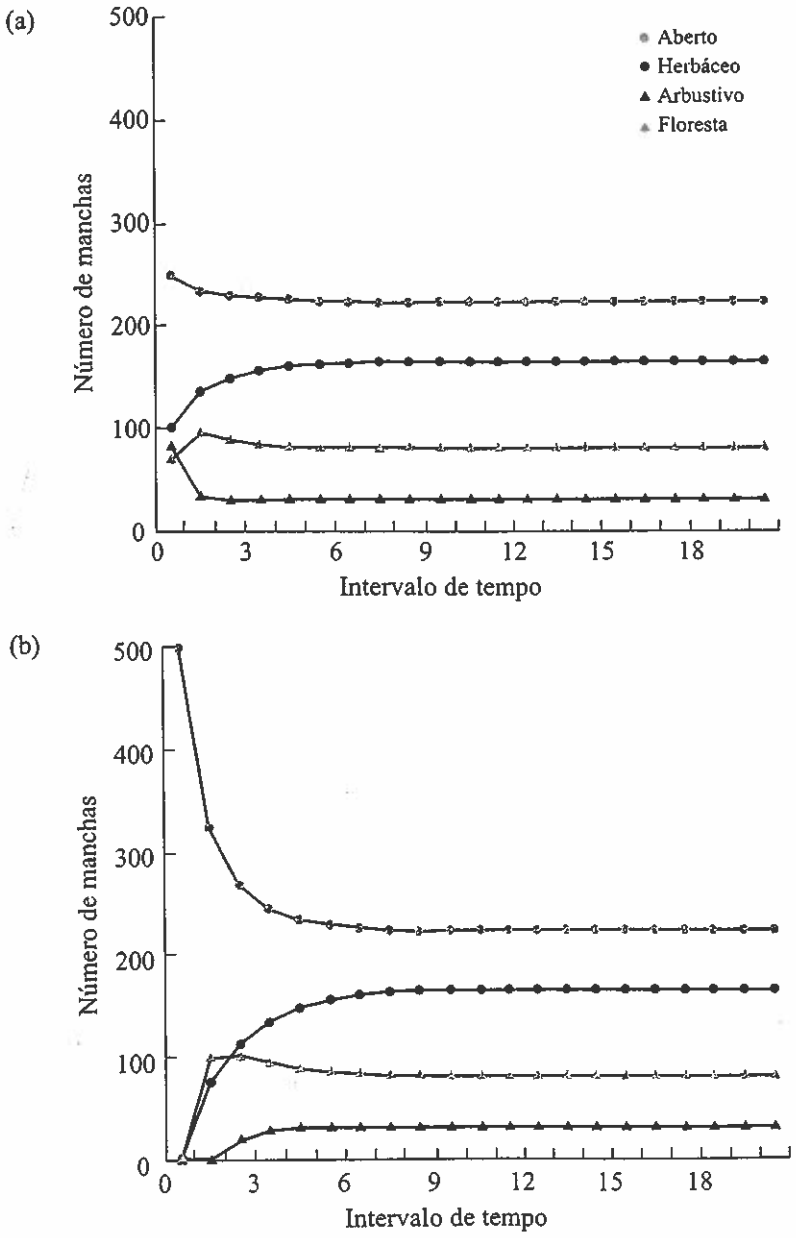


Figura 8.2 Trajetórias de sucessão para dois vetores de estados iniciais. (a) O vetor inicial é s(0)=[250 100 80 70]. (b) O vetor inicial é s(0)=[500 0 0 0]. A matriz de transição A é a Expressão 8.2 para ambos os modelos. Independentemente da configuração de partida, com esta matriz de transição, todos os vetores iniciais convergem para uma configuração de equilíbrio comum.

Já vimos que o vetor de equilíbrio depende apenas da matriz de projeção e não do vetor de manchas inicial. Usando as regras da álgebra de matrizes, podemos encontrar o vetor de equilíbrio calculando o vetor próprio da direita da matriz de transição. Infelizmente, com a exceção das matrizes menores, os vetores próprios são difíceis de calcular à mão, e o procedimento algébrico em si não traz muita informação sobre os valores de equilíbrio.

Uma solução mais eficiente é a de programar a multiplicação diretamente. Este é um processo relativamente simples de implementar em qualquer computador com uma planilha eletrônica (Donovan & Welden 2001). Além disso, esta planilha pode ser alterada para incluir fatores adicionais no modelo, incluindo fatores que não são tratáveis por uma análise de vetores próprios. Vamos usar este processo de multiplicação para todos os exemplos deste capítulo.

MATRIZES DE TRANSIÇÃO E VETORES DE ESTADOS: DUAS INTERPRETAÇÕES

Vamos pensar cuidadosamente em como o vetor de estados e a matriz de transição são definidos e interpretados. No exemplo que estamos desenvolvendo, o vetor de estados representa o número de manchas em cada estado numa determinada paisagem. Neste caso, os elementos da matriz de transição descrevem a proporção de manchas que mudam de um estado para outro em cada intervalo de tempo.

Todavia, também podemos interpretar este modelo no nível de uma só mancha. Neste caso, a matriz de transição representa a probabilidade de uma mancha mudar de um estado para outro. Mas qual seria o significado do vetor de estados? O vetor inicial teria apenas um 1 correspondendo ao estado corrente da nossa única mancha; o resto do vetor teria só zeros. No equilíbrio, o vetor de estados representa a proporção de tempo que uma mancha passa em cada um dos estados. Assim, no equilíbrio, 16% das manchas (80,75 / 500) se encontrará no estado de floresta e qualquer mancha individual ficará no estado de floresta 16% do tempo.

Repare que, o fato de o sistema atingir o equilíbrio não significa que ele seja estático. As manchas individuais estão constantemente em transformação. Elas vão mudando de estado, mas a freqüência de ocorrência dos estados se mantém constante. Finalmente, note que, para podermos aplicar este modelo a um conjunto de manchas numa paisagem, precisamos assumir que todas as manchas se comportam da mesma forma.

Pressupostos do Modelo

O modelo matricial simples de sucessão (e o seu comportamento ergódico) assenta nos seguintes pressupostos:

Variações do Modelo

Alguns autores acham estes pressupostos demasiadamente irrealistas e restritivos, ao ponto de comprometerem a utilidade dos modelos matriciais de sucessão (Facelli & Pickett 1990). Como sempre, a solução é modificar cuidadosamente aquelas partes do modelo que parecem mais importantes e observar como essa complexidade adicional altera os resultados e sua interpretação. Mas primeiro, vamos voltar às idéias clássicas sobre o desenrolar da sucessão.

✓***As comunidades podem ser representadas em estados discretos.*** Estes estados precisam categorizar a comunidade em diferentes tipos, de uma forma biologicamente razoável. Estes estados são mutuamente exclusivos e totalmente abrangentes, de forma que, independentemente das alterações e em qualquer momento, a comunidade pode sempre ser classificada em um e somente um estado.

✓***O tempo é medido em unidades discretas, uniformemente espaçadas.*** O modelo assume que o tempo é medido numa escala discreta e que a unidade de tempo escolhida é relevante e apropriada para o sistema em questão.

✓***A matriz de transição é homogênea.*** Com isto queremos dizer que a matriz é constante e não se altera de um intervalo de tempo para o outro. Embora os elementos do vetor se alterem de acordo com a multiplicação pela matriz, a matriz de transição em si é invariável.

✓***Não há estrutura espacial.*** As probabilidades de transição não dependem da organização espacial das manchas. Em outras palavras, a probabilidade de alteração não depende do estado das manchas vizinhas.

✓***Não há denso-dependência.*** As probabilidades de transição não se alteram se um dos estados se torna muito raro ou muito abundante.

✓***Há um grande número de manchas.*** Nos seus cálculos, o modelo utiliza "frações de mancha," por isso, assumimos que ele não é afetado pela "estocasticidade demográfica" que se manifestaria com pequenos números de manchas.

✓***Não há retardos.*** As mudanças no vetor são instantâneas e dependem apenas do estado corrente das manchas. As mudanças nunca dependem de estados anteriores, nem do percurso pelo qual se chegou ao presente estado.

REGRESSO AOS MODELOS DE SUCESSÃO

Aprendemos como montar um modelo matricial da alteração de uma comunidade constituída por um conjunto de manchas. Vimos também que existe um único vetor de equilíbrio determinado exclusivamente pela matriz de transição e completamente independente da distribuição inicial de estados das manchas.

Agora podemos regressar aos três modelos verbais de sucessão apresentados no início do capítulo: facilitação, inibição e tolerância. Qual seria o aspecto da matriz de transição para cada um destes modelos? Vamos usar a matriz já descrita de aberto-herbáceo-arbustivo-floresta para sugerir coeficientes apropriados à descrição de cada um dos modelos.

MODELO DE FACILITAÇÃO

Para o modelo de facilitação vamos supor que a seqüência de estados é aberto → herbáceo → arbustivo → floresta, com a floresta representado o estado clímax. Lembre também as "regras" do modelo de facilitação: não é permitido "pular" estados e cada estado tem de aparecer na seqüência correta, para facilitar a passagem ao próximo estado. Nossa matriz de transição para este modelo poderia ser a seguinte:

		Estado no tempo t			
		Aberto	***Herbáceo***	***Arbustivo***	***Floresta***
Estado no tempo t + 1	***Aberto***	0,10	0,10	0,10	0,01
	Herbáceo	0,90	0,10	0,00	0,00
	Arbustivo	0,00	0,80	0,10	0,00
	Floresta	0,00	0,00	0,80	0,99

Expressão 8.9

Neste exemplo, assumimos que para qualquer mancha existe sempre uma chance de 10% de uma perturbação reiniciar o sistema. No entanto, o "clímax" é perturbado com relativamente menor freqüência. A chance de passar de floresta para estado aberto em um determinado intervalo de tempo é apenas de 1%. Nas manchas herbáceas e arbustivas, assumimos que existe apenas uma chance de 10% de permanecer no mesmo estado, e uma chance de 80% de ser "promovido" para o próximo estado na seqüência de facilitação. Os restantes 10% (100 – 80 – 10) representam a possibilidade de uma perturbação reiniciar o sistema.

O modelo de facilitação é definido pela disposição característica de zeros na matriz; ela assegura que as manchas percorrem a seqüência de forma ordenada. A figura 8.3a mostra o diagrama correspondente.

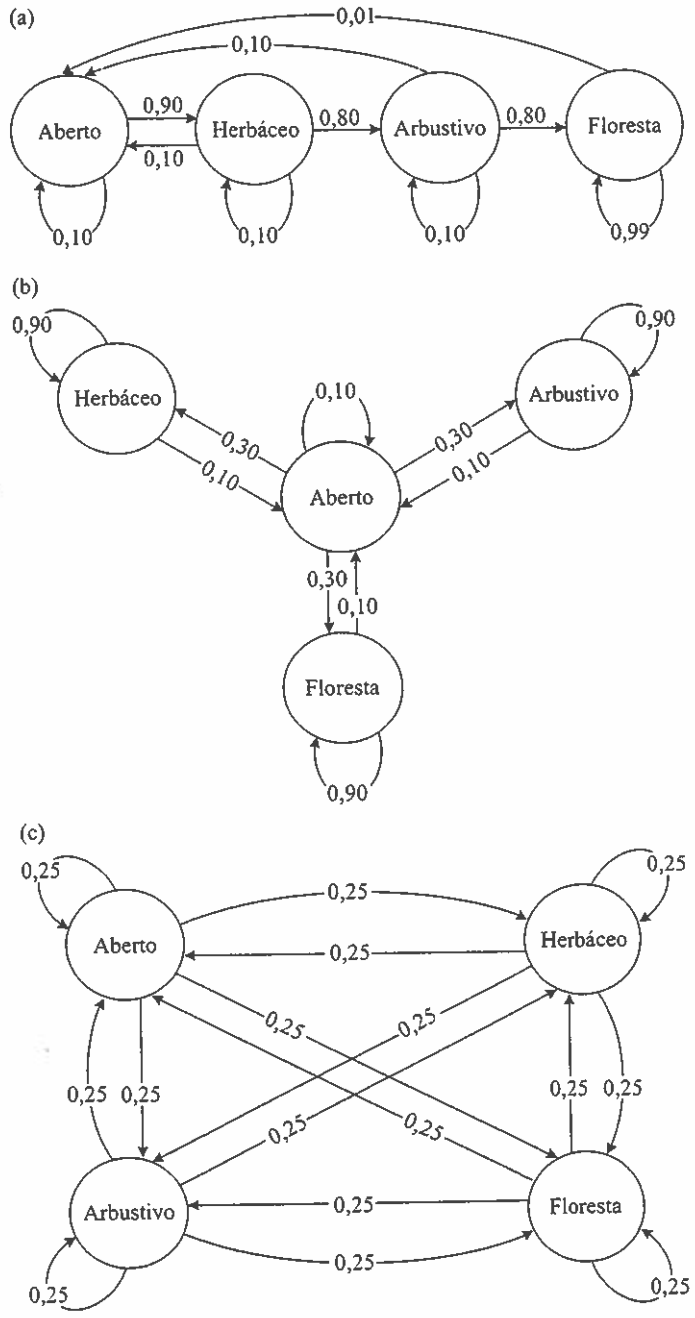


Figura 8.3 Diagramas de sucessão compatíveis com modelos de sucessão simples. (a) Modelo de facilitação. (b) Modelo de inibição. (c) Modelo de tolerância.

MODELO DE INIBIÇÃO

No modelo de inibição, vamos assumir que cada um dos três estados da comunidade (herbáceo, arbustivo, floresta) só pode ser substituído por outro estado através da intervenção de uma perturbação que disponibilize espaço. A matriz de transição poderia se assemelhar a:

		Estado no tempo t			
		Aberto	***Herbáceo***	***Arbustivo***	***Floresta***
Estado no tempo t + 1	***Aberto***	0,10	0,10	0,10	0,10
	Herbáceo	0,30	0,90	0,00	0,00
	Arbustivo	0,30	0,00	0,90	0,00
	Floresta	0,30	0,00	0,00	0,90

Expressão 8.10

Nesta matriz, a chance de ocorrer uma perturbação num intervalo de tempo é 10%, independentemente do estado inicial. Assim que a comunidade atinge um dos estados, ela permanece inalterada até ser removida por uma perturbação. Após a perturbação, existe uma chance equivalente (30%) de entrar em qualquer um dos estados e apenas uma chance de 10% de ficar no estado aberto por dois intervalos de tempo consecutivos. O diagrama correspondente aparece na figura 8.3b.

MODELO DE TOLERÂNCIA

No modelo de tolerância, vamos assumir que todos os estados (incluindo o estado aberto!) são igualmente prováveis. Isto gera uma matriz de transição em que todos os elementos são idênticos:

		Estado no tempo t			
		Aberto	***Herbáceo***	***Arbustivo***	***Floresta***
Estado no tempo t + 1	***Aberto***	0,25	0,25	0,25	0,25
	Herbáceo	0,25	0,25	0,25	0,25
	Arbustivo	0,25	0,25	0,25	0,25
	Floresta	0,25	0,25	0,25	0,25

Expressão 8.11

Neste modelo, nenhum dos estados inibe ou facilita a substituição por outros estados. Conseqüentemente, todas as transições são igualmente prováveis. A Figura 8.3c mostra o diagrama correspondente.

COMPARAÇÕES ENTRE MODELOS

Para comparar as previsões destas matrizes de transição dos diferentes modelos, utilizamos um sistema de 1000 manchas que se encontravam inicialmente no estado aberto. As trajetórias das três simulações foram bem diferentes. As matrizes de inibição e de tolerância levaram os sistemas ao equilíbrio em apenas um passo no tempo, enquanto a facilitação atingiu o equilíbrio após aproximadamente 20 passos (Figura 8.4).

Como já reparamos, todos estes modelos são ergódicos e convergem rapidamente para os seus equilíbrios. Se soubermos os elementos da matriz, podemos facilmente prever o equilíbrio. Mas o contrário já não é verdade. Conhecer uma distribuição de equilíbrio, não basta para inferir uma matriz de transição única correspondente, porque existem muitas matrizes que podem levar à mesma distribuição. Além disso, se tentássemos construir a matriz de transição utilizando apenas uma distribuição de manchas na natureza, teríamos ainda de assumir que esse conjunto de manchas já tinha atingido o equilíbrio.

Aparentemente, a melhor maneira de distinguir entre os modelos de facilitação, inibição e tolerância é comparar diretamente a estrutura das próprias matrizes de transição. Em outras palavras, talvez os pressupostos dos modelos sejam mais distintivos que as previsões (Connell et al. 1987). Não obstante, a construção de uma matriz de transição e a sua aplicação para prever a distribuição de estados numa comunidade contribuem muito para o melhor entendimento da transformação sucessional, como veremos no estudo de McAuliffe (1988) sobre a transformação da vegetação num deserto.

OUTROS MODELOS

Alterando os pressupostos e introduzindo mais complexidade, podemos criar muitas variações interessantes do modelo básico de sucessão. Vamos apenas esboçar algumas possibilidades sem entrar em detalhe. Se o processo de sucessão tem "memória", a transição pode depender não só do estado atual, mas também do estado da mancha, vários intervalos de tempo atrás. Como nos modelos de crescimento populacional com retardo (ver Capítulo 2), este modelo matricial pode apresentar uma dinâmica de transição complexa, como veremos no estudo de sucessão em recifes de coral por Tanner et al. (1996).

Outra possibilidade é que a matriz de transição se altere a cada passo no tempo, em vez de ser constante. Por exemplo, cada elemento da matriz poderia ser amostrado numa distribuição com uma determinada média e variância, como nos modelos estocásticos de crescimento exponencial (ver Capítulo 1). Neste caso,

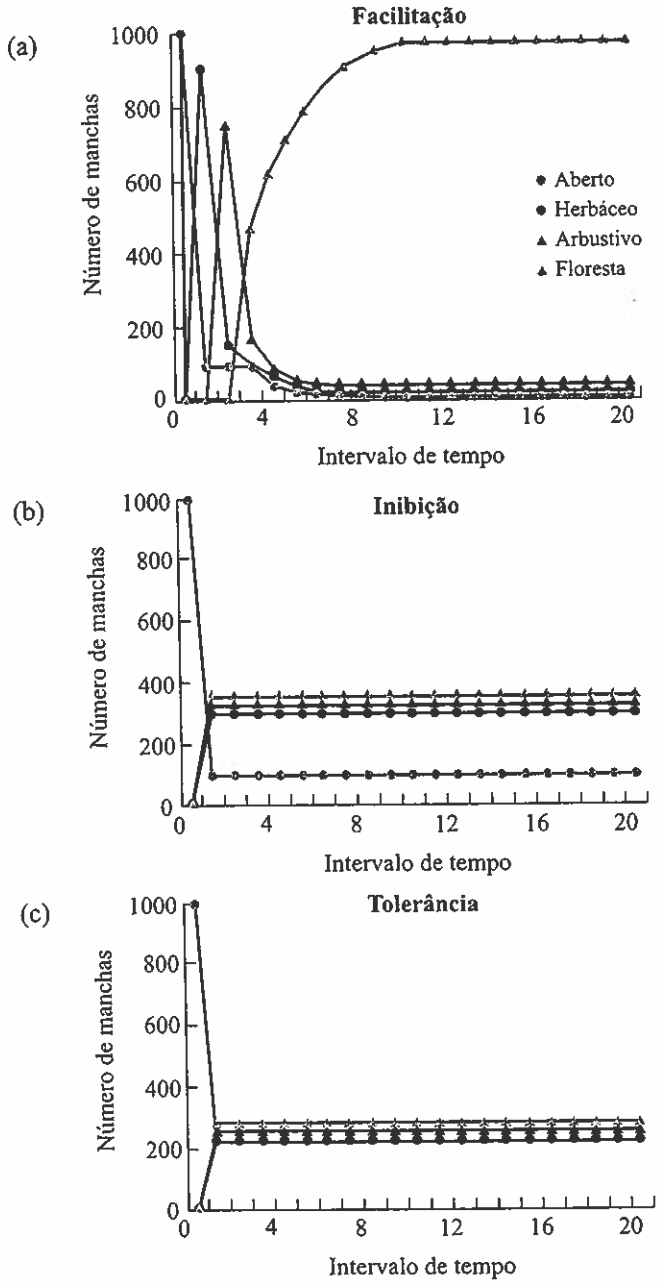


Figura 8.4 Trajetórias de manchas de acordo com modelos básicos de sucessão. O vetor inicial é s(0) = [1000 0 0 0] para todos os modelos. (a) Modelos de facilitação. (b) Modelo de inibição. (c) Modelo de tolerância.

não haverá mais um simples estado de equilíbrio, embora, com o tempo, a comunidade vá normalmente convergir numa espécie de "média", ou distribuição esperada (Caswell 2001).

Alternativamente, os elementos da matriz podem mudar ao longo do tempo de uma forma sistemática, refletindo alterações ambientais de longo prazo, como por exemplo, o aquecimento global, ou aumento na deposição de nitrogênio. Nestes modelos, a comunidade pode nunca atingir uma situação estável e a aparência da paisagem mudará substancialmente, à medida que uma seqüência de matrizes de diferentes tipos vai operando sobre o vetor de estados (Doak & Morris 1999).

Para construir um modelo de sucessão espacialmente explícito, precisamos descrever a transformação da comunidade com ferramentas matemáticas completamente diferentes. Já não será suficiente multiplicar a matriz por um vetor de estados. Em vez disso, modelaremos as próprias manchas, individualmente, e seguiremos as alterações no estado de cada uma delas. Neste tipo de modelo, as regras para transitar entre estados dependem do estado atual das células adjacentes. Por exemplo, uma regra muito simples, poderia determinar que a probabilidade de transitar para um determinado estado fosse proporcional ao número de manchas adjacentes que atualmente se encontram nesse estado (Molofsky 1994). Uma regra deste tipo se adequaria ao cenário realista em que a maioria dos propágulos que chegam a uma mancha provém de manchas próximas. Estes **modelos de autômato celular** podem gerar dinâmicas muito complexas,[6] resultando em extinção local, mosaicos e padrões "ondulados" atravessando a paisagem (Wolfram 1984, Durret & Levin 1994). Finalmente, existem **modelos de indivíduos**, que são computacionalmente mais pesados e acompanham o nascimento, crescimento e morte de indivíduos, podendo incorporar mecanismos de dispersão, facilitação, crescimento e inibição num contexto espacialmente explícito. Existem aplicações destes modelos altamente realistas com dados de sucessão de florestas temperadas (Botkin 1992, Pacala et al. 1996).

Todos os modelos geram padrões interessantes e complexos. No entanto, é difícil coletar dados de campo aos quais se possam ajustar estes modelos e por isso, uma boa parte destes exercícios tem um interesse fundamentalmente teórico. Como veremos nos dois exemplos em seguida, é necessário um bom bocado de trabalho e criatividade somente para estimar parâmetros para os mais simples modelos matriciais de sucessão mais simples.

---

[6] NA: Estas dinâmicas podem lembrar padrões do jogo japonês "*Go*", em que um jogador captura as peças do seu oponente rodeando-as com as suas próprias peças.

Exemplos Empíricos

DINÂMICA MARKOVIANA NA VEGETAÇÃO DE UM DESERTO

Se alguma vez você fizer a travessia da Califórnia e dirigir através do Deserto de Sonora, você passará por milhares de hectares de espaço aberto, dominado por arbustos como a chaparra (*Larrea*) e ambrósia americana (*Ambrosia*). Apesar de parecer estática, na realidade a paisagem do deserto é um sistema dinâmico submetido a alterações sucessionais lentas, mas perceptíveis. McAuliffe (1988) desenvolveu um modelo markoviano simples com três estados, para descrever as transições entre *Larrea*, *Ambrosia* e espaço aberto.

Quando morrem, as plantas do deserto se decompõem muito lentamente, por isso é possível estimar a sua mortalidade e as transições entre tipos de manchas através de um monitoramento cuidadoso que inclui a medição de anéis de crescimento nos caules dos arbustos. McAuliffe (1988) utilizou estes dados para construir uma matriz de transição em comunidades de deserto junto de *San Luis*, Arizona (condado de *Yuma*) no Deserto de Sonora. A Figura 8.5 mostra a matriz de transição que ele estimou com base nos dados de *San Luis*. A matriz é multiplicada por um vetor com três estados (aberto, *Larrea*, *Ambrosia*) e usa um intervalo de tempo de 1 ano.

Como podemos ver, a matriz não corresponde exatamente a nenhuma das matrizes idealizadas para os modelos de facilitação, inibição ou tolerância. No entanto, *Larrea* raramente coloniza o espaço aberto e as suas plântulas quase só aparecem debaixo de um 'dossel' de *Ambrosia*. Isto é uma forma de facilitação, apesar de não levar à substituição ordenada de espécies, como no modelo de facilitação clássico. Acontece que, devido à lentidão das transformações neste sistema, *Larrea* nunca substitui *Ambrosia* imediatamente, por isso, neste modelo, essa probabilidade de transição é definida como 0,0 para o intervalo de tempo de um ano. Os elementos na diagonal da matriz têm todos valores muito próximos de 1,0. Como veremos adiante, isto terá um efeito importante sobre a dinâmica.

		Estado no tempo t		
		Aberto	***Ambrosia***	***Larrea***
Estado no tempo t + 1	***Aberto***	0,99854	0,031	0,0016
	Ambrosia	0,0013	0,96842	0
	Larrea	0,00016	0,00058	0,9984

Figura 8.5 Matriz de transição para a comunidade de plantas da localidade de *San Luis* no Deserto de Sonora. (Dados de McAuliffe 1988.)

Além de estimar a matriz de transição, McAuliffe (1988) também mediu qual proporção da paisagem era ocupada por cada um dos três estados. Em seguida, ele usou a matriz de transição para prever a distribuição dos estados no equilíbrio. Repare que estamos tratando com dois tipos de dados diferentes: medições indiretas da transição entre estados e persistência das espécies para construir a matriz de transição, e medições diretas da ocupação de manchas para estimar o vetor de estados.

Qual é a correspondência entre o vetor de estados observado e o vetor de estados no equilíbrio previsto pela matriz de transição? As freqüências observadas e as freqüências esperadas são bastante semelhantes (Figura 8.6). No entanto, o modelo prevê que a *Larrea* deveria ocupar 9,9% das manchas, mas ela foi observada em apenas 2,8%. McAuliffe (1988) sugeriu que uma mortalidade denso-dependente em *Larrea* poderia ser responsável pela redução da sua cobertura abaixo dos níveis previstos pelo modelo.

O modelo de previsão também dá uma idéia de como as comunidades do deserto podem se recuperar após uma perturbação humana. No deserto, as perturbações humanas de pequena escala incluem as atividades dos coletores de cactos e dos entusiastas do *off-road*, enquanto as perturbações de grande escala incluem a construção de enormes bases militares e a constante expansão de áreas habitacionais. Podemos usar o modelo de McAuliffe (1988) para perguntar quanto tempo passará até que *Larrea* e *Ambrosia* atinjam a cobertura de equilíbrio depois de uma eliminação de 100% da vegetação. A figura 8.7 ilustra as trajetórias das duas espécies, começando com 1.000 manchas, todas no estado aberto.

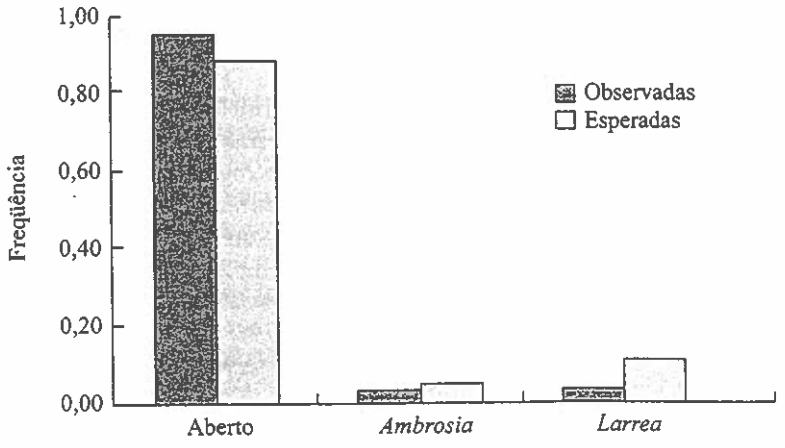


Figura 8.6 Freqüências observadas e esperadas dos estados de manchas na comunidade de plantas do deserto em *San Luis*. (Dados de McAuliffe 1988.)

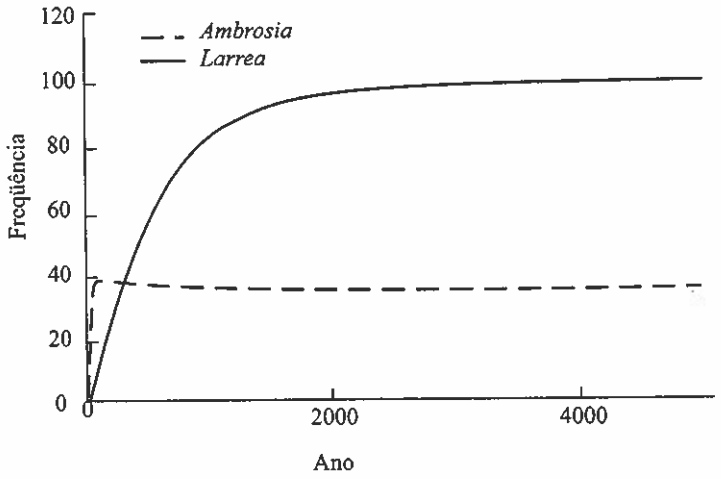


Figura 8.7 Simulação do aumento de manchas de *Larrea* e de *Ambrosia*. A matriz de transição aparece na figura 8.5. O vetor de estados inicial consiste em 1000 manchas abertas.

A resposta é que demora muitíssimo tempo (mais de 2.000 anos!) para que o sistema atinja o equilíbrio. A aproximação ao equilíbrio é lenta porque os valores na diagonal da matriz são muito próximos de 1,0. Em outras palavras, muito poucas manchas mudam realmente de estado de um ano para o outro. Conseqüentemente, a recuperação após uma perturbação (seja ela natural ou antrópica) é extremamente lenta.

MODELOS DE SUCESSÃO EM RECIFES DE CORAL

Para estimar probabilidades de transição e construir modelos de sucessão realistas, os ecólogos necessitam dados de longo termo. Desde 1962, o ecólogo Joseph Connell e seus colegas vêm monitorando regularmente a comunidade de corais num conjunto de três parcelas permanentes de 1 m^2 na Ilha de *Heron* no *Great Barrier Reef* da Austrália. Cada censo consiste numa fotografia e na medição das transições que ocorrem numa grade de 20 × 20 cm sobreposto à fotografia. As parcelas foram recenseadas aproximadamente uma vez em cada 19 meses, registrando um total de 19.200 transições.

Tanner et al. (1996) usaram estes dados para desenvolver modelos matriciais de sucessão bastante realistas. Primeiro, eles agruparam 72 espécies de coral e 9 espécies de alga em 6 categorias de corais duros, 1 categoria de coral mole e 1 categoria de alga. Eles também incluíram um estado aberto, obtendo um total de 9 estados na matriz. Em seguida, eles desenvolveram quatro tipos de modelo matricial:

Modelo 1: Modelo de Markov de primeira ordem. Este modelo é idêntico ao modelo básico desenvolvido no início deste capítulo. Uma matriz de transição única, com 9 × 9 elementos foi estimada a partir dos dados e subseqüentemente multiplicada, em cada ano, por um vetor de estados com 9 elementos. Como nesta comunidade não existe um competidor obviamente dominante, a matriz de transição contém relativamente poucos zeros (ver Problema 8.1) e é qualitativamente similar ao modelo de tolerância.

Modelo 2: Modelo de Markov de segunda ordem. Este modelo incorpora a idéia de que as probabilidades de transição podem depender não só do estado corrente, mas também do estado no intervalo de tempo imediatamente anterior. Por exemplo, a probabilidade de transição de alga para espaço aberto quando a história da mancha foi (alga, alga) pode diferir da probabilidade quando a história foi (coral mole, alga). Em outras palavras, a probabilidade depende não só do estado corrente (alga), mas também do estado no intervalo anterior (alga ou coral mole). Assim, o sistema tem uma "memória" de um intervalo de tempo, de tal forma que as probabilidades de transição dependem de uma seqüência de ocupação com dois passos.

Modelos 3, 4: Modelos Semi-Markov. Estes se assemelham ao modelo de segunda ordem. No entanto, as probabilidades de transição dependem de quanto tempo uma mancha esteve ocupada. Cada espécie tem um "tempo de espera" característico, estimado a partir dos dados e uma vez que esse tempo passa, acontece uma transição para outro estado. No modelo 3, os tempos de espera podem variar ao longo de uma distribuição ampla de 1 a 11 passos no tempo. No modelo 4, eles são estimados com base em apenas 2 passos no tempo. Estes modelos consideram as histórias de vida das diferentes espécies e também a realidade de que uma espécie efêmera não pode permanecer tempo demais numa mancha, por maior que seja a probabilidade de transição correspondente, estimada no modelo simples.

Como diferem as previsões destes modelos? Para os corais moles, os dois modelos Semi-Markov prevêem uma ocupação mais alta que os modelos Markovianos de primeira e segunda ordem. Os modelos mais complexos apresentam um período de dinâmica transiente mais longo, antes de atingirem os estados de equilíbrio. Todavia, o resultado principal é que, em geral, as previsões dos modelos complexos são surpreendentemente semelhantes às do modelo Markoviano simples de primeira ordem (Figura 8.8). Tanner et al. (1996) sugeriram duas explicações para esta boa correspondência entre os modelos simples e complexos. Primeiro, a rápida substituição de colônias de corais e algas ao longo do tempo, significa que só uma pequena proporção das colônias vive tempo suficiente para que os efeitos históricos tenham alguma importância. Segundo, estas colônias de corais são perturbadas por ciclones tropicais que são bem mais freqüentes do

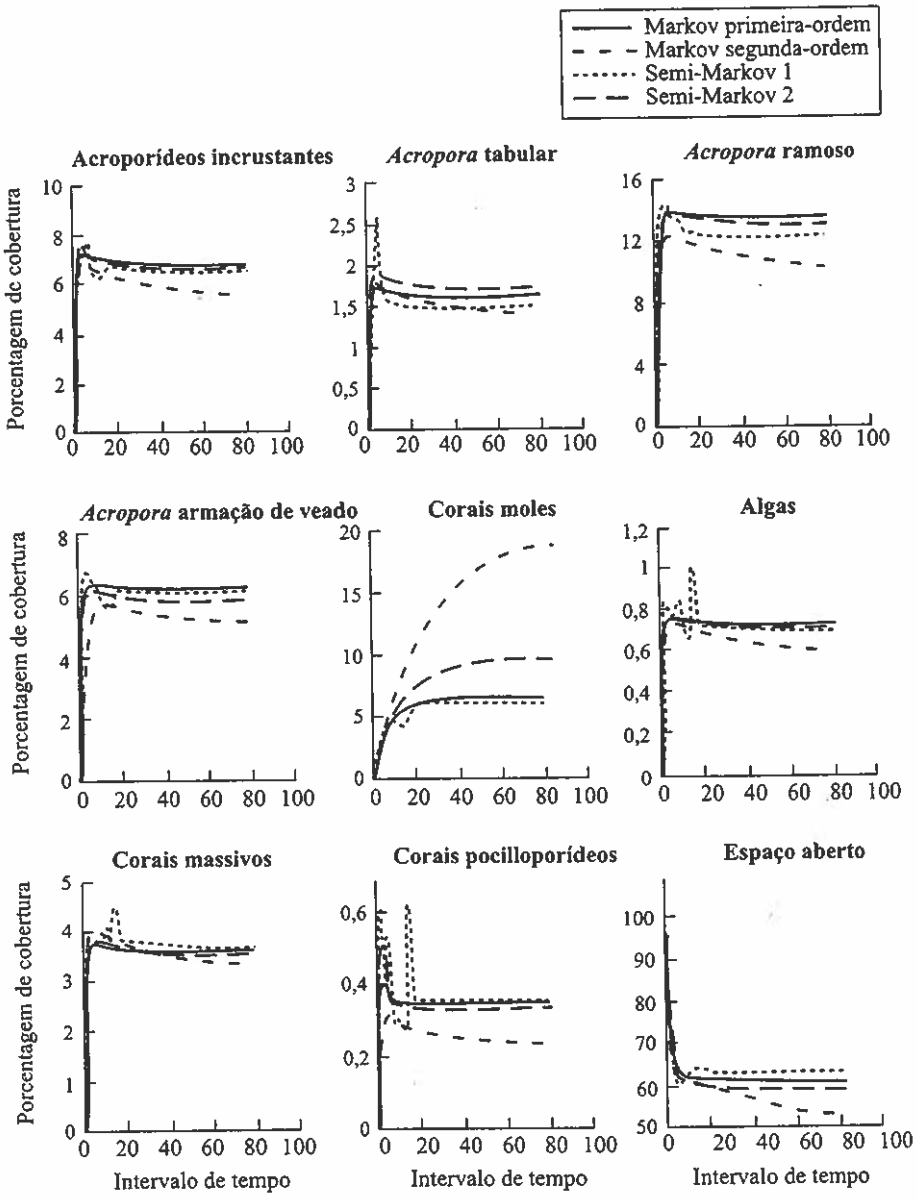


Figura 8.8 Trajetórias sucessionais para comunidades de corais em recifes do *Great Barrier Reef*, na Austrália. Ver texto para detalhes dos quatro modelos de Markov. Cada intervalo de tempo equivale a aproximadamente 19 meses. (Adaptado de Tanner et al. 1996.)

que o tempo estimado para chegar ao equilíbrio, garantindo efeitos históricos quase insignificantes.

Precisamos mais estudos de longo termo deste tipo, mas estes resultados sugerem que o modelo de Markov básico pode ser uma boa ferramenta de previsão, mesmo quando ele não incorpora sutilezas como os efeitos históricos ou a história de vida dos indivíduos.

Problemas

8.1 Esta é a matriz de transição que Tanner et al. (1996) mediram para o seu modelo de Markov mais simples (primeira-ordem):

	Estado no tempo t								
Estado no tempo t + 1	Acroporídeos incrustantes	Acropora tabulares	Acropora ramosos	Acropora armação de veado	Corais moles	Algas	Corais massivos	Corais pocilloporídeos	Espaço aberto
Acroporídeos incrustantes	0,354	0,046	0,032	0,032	0,000	0,071	0,025	0,039	0,059
Acropora tabulares	0,021	0,314	0,005	0,004	0,003	0,014	0,000	0,000	0,014
Acropora ramosos	0,066	0,030	0,478	0,082	0,016	0,090	0,076	0,105	0,091
Acropora armação de veado	0,049	0,016	0,038	0,439	0,009	0,057	0,031	0,053	0,039
Corais moles	0,001	0,005	0,005	0,004	0,835	0,005	0,011	0,000	0,014
Algas	0,009	0,036	0,007	0,004	0,000	0,033	0,015	0,000	0,007
Corais massivos	0,015	0,003	0,013	0,014	0,006	0,052	0,340	0,000	0,032
Corais pocillo-porídeos	0,002	0,005	0,001	0,001	0,000	0,000	0,000	0,224	0,004
Espaço aberto	0,482	0,544	0,421	0,421	0,131	0,678	0,501	0,579	0,741

a. Qual é a probabilidade de uma transição de *Acropora* tabular para *Acropora* ramoso?

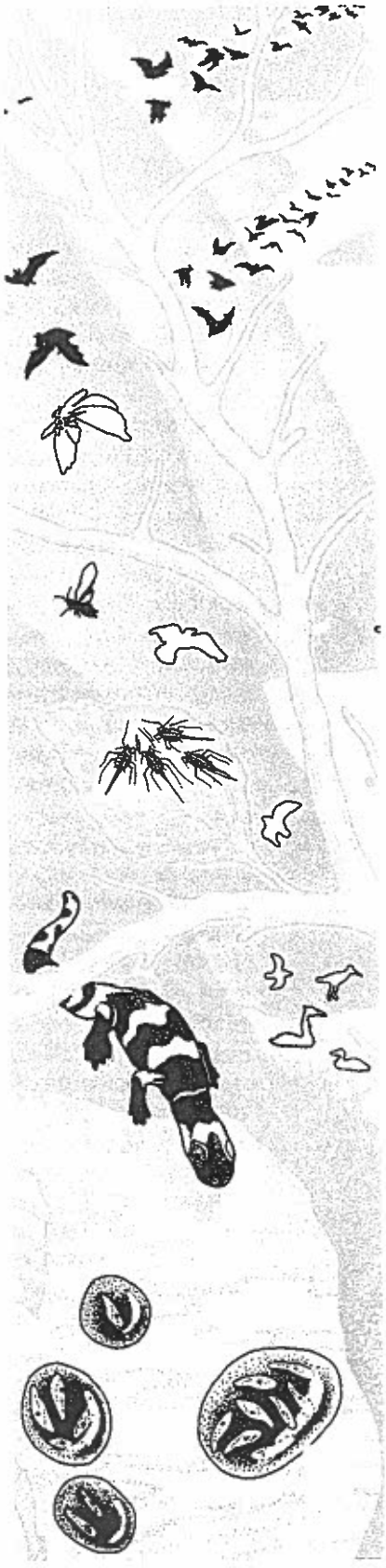
b. Qual estado, uma vez atingido, será mais provavelmente substituído por espaço aberto?

c. Quais transições nunca são observadas nesta comunidade?

*8.2 Suponha que existem 900 manchas e que a sucessão começa com exatamente 100 manchas em cada um dos 9 estados. Quantas manchas estarão em cada estado no próximo intervalo de tempo?

* Problema avançado

CAPÍTULO 9



Medindo a Diversidade de Espécies

Introdução

Grande parte da pesquisa em ecologia de comunidades refere-se a padrões de diversidade de espécies e como esses padrões variam no tempo e no espaço (Rosenzweig 1995). Esses dados são usados para estudar como as comunidades são organizadas e para enfocar a perda acelerada de biodiversidade perante uma população humana sempre em crescimento. Por exemplo, nas grandes escalas , mais espécies de plantas e animais podem ser encontrados nos Trópicos do que em latitudes com clima temperado (Hillebrand 2004). Em pequenas escalas, a riqueza e equitabilidade de espécies freqüentemente diferem entre locais que recebem grande quantidade de nutrientes comparados com locais de menor entrada (Huston 1980), e entre locais com e sem predadores de topo de cadeia (Sergio et al. 2005). Muitos mecanismos foram propostos para explicar estes tipos de padrão (Rohde 1992).

A maior parte dos livros de ecologia fornece um catálogo de padrões de diversidade de espécies, um conjunto de hipóteses para descrever estes padrões e casos individuais que ilustram os padrões e checam os mecanismos. Este capítulo irá referir-se a uma questão mais básica: Como quantificar a diversidade de espécies? Antes de estudarmos algo com um método científico, temos que ser capazes de quantificar, e isto pode ser surpreendentemente difícil de se fazer em estudos de biodiversidade.

UMA CAMINHADA NA FLORESTA

Suponha que eu e você caminhemos em uma floresta na Nova Inglaterra e amostremos aleatoriamente 100 formigas do chão da floresta e da vegetação baixa (Ellison et al. 2007). Nós conservamos cada espécime que coletamos em um pequeno frasco de etanol, incluindo uma etiqueta com a data da coleta, o habitat e a latitude, longitude e elevação do local estudado (que podemos medir por meio de um GPS ou mapa topográfico; veja Agosti et al. 2000 para os protocolos). De volta ao laboratório, nós examinamos os espécimes ao microscópio e os identificamos em nível de espécie, usando guias publicados e chaves taxonômicas (Coovert 2006, Fisher e Cover 2007) como também fontes disponíveis na Internet (antbase.org; Agosti e Johnston 2005). Pelo fato de a identificação em nível de espécie ser freqüentemente uma tarefa difícil para um ecologista (Gotelli 2004), nós podemos gastar alguns dias trabalhando próximos de um museu de história natural, onde poderíamos comparar nossos espécimes com uma grande coleção de referência de espécies previamente identificadas e consultar taxonomistas especializados em identificação de formigas.

Quando nós tivermos terminado nossas identificações, esses dados podem ser organizados em uma tabela na qual cada coluna é uma espécie. A primeira coluna informa os nomes e gêneros das espécies, e a segunda coluna informa o número de indivíduos coletados (Tabela 9.1). Estes dados podem ser colocados

Tabela 9.1 Dados hipotéticos de biodiversidade. Esta tabela representa o tipo mais simples de dados coletados em uma pesquisa de biodiversidade. Embora este seja um conjunto hipotético de dados, a lista de espécies e a ordenação de abundâncias são aquelas encontradas em um levantamento de espécies de formigas realizada numa floresta de carvalhos de New York (veja Ellison et al. 2007).

espécies de formiga	número de indivíduos coletados
Aphaenogaster rudis	45
Formica neogagates	32
Myrmica punctiventris	12
Myrmica sculptilis	3
Formica subsericea	2
Stenamma impar	2
Temnothorax longispinosus	1
Lasius alienus	1
Lasius umbratus	1
Prenolepis imparis	1

em um gráfico em ordem crescente de abundância. Primeiramente nós ordenamos as espécies da mais abundante para a menos abundante, e as colocamos em ordem decrescente no eixo x do gráfico. Depois nós desenhamos uma coluna para representar cada espécie. A altura das colunas é a abundância de cada espécie, que é medida no eixo y (Figura 9.1).

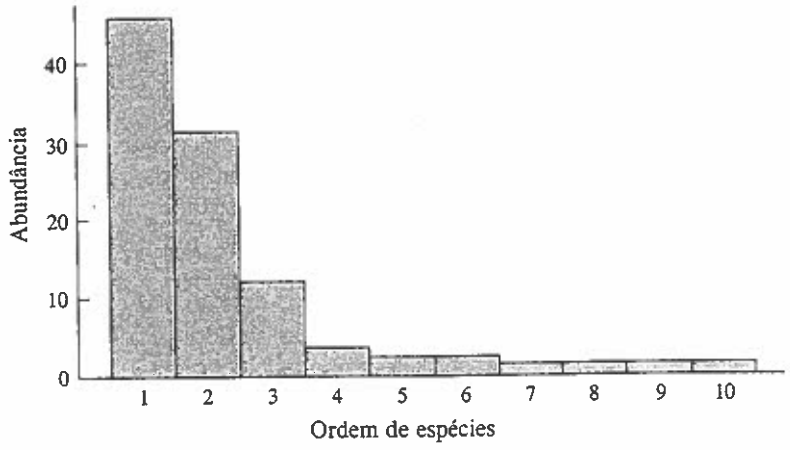


Figura 9.1 - Gráfico de ordem de abundância dos dados da Tabela 9.1. Cada barra representa uma espécie diferente. A altura de cada barra é a abundância da espécie nesta amostra.

Este gráfico de ordem de abundância contém todas as informações essenciais de biodiversidade e nos permite ver os dois componentes da biodiversidade, riqueza de espécies e equitabilidade de espécies. A riqueza de espécies refere-se ao número de espécies na amostra, o que é simplesmente o número de barras do gráfico (10 neste exemplo). A equitabilidade de espécies refere-se às alturas relativas das barras. Em uma amostra com equitabilidade máxima, todas as espécies seriam representadas pela mesma abundância. Neste exemplo, a distribuição de equitabilidadde máxima seria aquela em que cada uma das 10 espécies fosse representada por exatamente 10 indivíduos cada. A distribuição de equitabilidade mínima teria a primeira espécie representada por 91 indivíduos e as 9 espécies restantes representadas por 1 indivíduo em cada uma. Ambas as representações contêm 10 espécies e 100 indivíduos, porém a primeira coleta parece mais diversificada porque a igualdade de espécies é maior.

Exemplos mais reais ficam em algum lugar entre esses extremos de equitabilidade. Neste exemplo, as duas espécies mais abundantes são representadas por 45 e 32 indivíduos, e as quatro espécies mais raras são representadas por um indivíduo cada uma. Este é um padrão típico: a maioria das amostras é dominada por um número pequeno de espécies que incluem quase toda a abundância ou biomassa do conjunto. As outras espécies no conjunto são muito mais raras – algumas espécies podem ser representadas por um ou dois indivíduos cada. O gráfico de ordem de abundâncias freqüentemente tem uma longa "cauda" do lado direito, que reflete a abundância das espécies mais raras no conjunto (McGill et al. 2007). Como veremos mais tarde neste capítulo, estas espécies raras contêm informações importantes sobre espécies "faltantes": espécies que estão presentes mas são tão incomuns que elas não apareceram em nossa amostra particular.

A ORGANIZAÇÃO DOS DADOS DE BIODIVERSIDADE

Para desenvolver um sistema quantitativo para descrever biodiversidade, nós precisamos de um modelo conceitual de como a diversidade é organizada na natureza. Nosso modelo será uma comunidade que consista de um organismo de indivíduos distintos. Cada organismo pode ser reconhecido como pertencendo a um "tipo" distinto, geralmente uma espécie. Alternativamente, indivíduos poderiam ser agrupados em unidades taxonômicas superiores, como gêneros e famílias. Esta é uma prática comum para grupos de fósseis, onde nem sempre é possível identificar espécimes em nível de espécie. Nós podemos também quantificar biodiversidade em níveis taxonômicos diferentes de indivíduos e de espécies. Por exemplo, ao invés de contar indivíduos, poderíamos contar espécies e classificá-las em gênero ou outra unidade taxonômica. Outros esquemas de classificação que não são baseados em relações evolucionárias também podem ser usados, como status trófico (produtor, herbívoro), status funcional (pastejadores, filtradores), ou forma de crescimento (arbusto, árvore). Qualquer que seja o agrupamento, cada indivíduo é reconhecido e contado como uma entidade

distinta e é designado especificamente para apenas uma das categorias no esquema de classificação.

Para introduzir alguma notação quantitativa, suponha que nossas amostras consistam em N indivíduos que representam S espécies. Nós ordenamos essas espécies em ordem de abundância de $i = 1$ a S (a menos abundante). Seja n_i = a abundância da espécie ordenada i. Note que :

$$N=\sum_{i=1}^{S} n_i \qquad \text{Equação 9.1}$$

Nós também definimos a proporção p_i da reunião total de espécies i que é representada assim:

$$p_i = \frac{n_i}{N} \qquad \text{Equação 9.2}$$

Porque esses valores p_i são proporcionais do total de N, eles somam 1.0:

$$1{,}0=\sum_{i=1}^{S} p_i \qquad \text{Expressão 9.1}$$

Este sistema de reconhecimento, classificação e contagem dos indivíduos funciona bem para a maioria das espécies de animais que se reproduzem sexualmente. No entanto, existem muitas espécies de plantas e invertebrados como gramíneas e corais que crescem e se reproduzem de maneira assexuada, como clones e colônias. Para este tipo de organismos, não podemos contar "indivíduos" distintos, então a diversidade de espécies é geralmente quantificada medindo o percentual de cobertura ou a biomassa de cada espécie numa amostra. Infelizmente, não podemos usar porcentagem de cobertura ou dados de biomassa para os modelos deste capítulo que são baseados nas amostras de propriedades de entidades distintas (i.e., indivíduos). Discutiremos adiante um método para quantificar biodiversidade que pode ser usado quando não se dispõe da contagem de organismos individuais.

UMA SALADA DE FRUTAS DE DIVERSIDADE

Uma boa analogia para quantificar biodiversidade é pensar no ambiente ou habitat que contém a comunidade como uma grande e colorida tigela de salada de frutas. (Longino et al. 2002). Cada pedaço de fruta representa um organismo individual, e as diferentes frutas representam as diferentes espécies presentes na comunidade. A informação completa sobre a biodiversidade nesta comunidade consistiria então no número de pedaços de frutas, no número de tipos de frutas, e no número de pedaços de cada tipo de fruta. Estas quantidades corresponderiam ao número total de indivíduos, no número total de espécies, e na abundância de cada espécie da comunidade.

Infelizmente, a tigela de salada de frutas da natureza é tão grande que nós jamais poderíamos contar tudo que há dentro dela. Ao invés disso, temos que fazer suposições sobre o que a tigela inteira contém, baseado em amostras de pedaços de frutas retiradas da tigela. Quando comparamos duas comunidades, estamos dando uma colherada em cada uma das duas tigelas e tentando descrever como o conteúdo das duas tigelas difere, baseado em nossas análises das amostras.

Nos deparamos com dois problemas ao tentarmos obter amostras de biodiversidade da tigela de salada de frutas. O primeiro é que quanto mais pedaços de frutas (indivíduos) amostrarmos, mais frutas (espécies) acharemos; é necessário que sejamos muito cuidadosos com a quantidade de indivíduos usados para estimar o número de espécies. Particularmente, esperamos encontrar mais espécies em uma amostra grande de indivíduos do que em uma amostra pequena. Então, se duas comunidades diferem em número de indivíduos amostrados em cada uma, não podemos necessariamente concluir que há mais espécies em uma amostragem maior.

O segundo problema é que a abundância relativa de diferentes espécies em um grupo raramente é exatamente o mesmo – ou seja, raramente achamos que todas as espécies residentes em uma comunidade têm a mesma abundância. Na maioria das comunidades, há um número menor de espécies que são muito comuns e um número maior de espécies que são incomuns ou raras. Em outras palavras, a tigela de salada de frutas pode conter algumas cores que são relativamente comuns, mas a maioria das cores pode ser representada por alguns poucos pedaços de frutas (ou mesmo um único pedaço de fruta). Se amostrarmos apenas uma pequena colher de salada de frutas, teremos, na maioria das vezes, frutas comuns. Se quisermos coletar as frutas raras, teremos que pegar uma amostra maior (ou mais amostras).

BESOUROS CARABEÍDEOS EM PLANTAÇÕES DE PINHEIROS

Um estudo de caso do norte da Europa ilustrará mais claramente este assunto. Niemalä et al. (1988) amostrou besouros carabeídeos com um conjunto de armadilhas colocadas em plantações novas de pinheiros (< 20 anos) e em antigas (de 20 a 60 anos). As três primeiras colunas da Tabela 9.2 mostram o número de indivíduos de cada espécie de besouro coletada nos dois habitats.

Há muitos padrões interessantes nesses dados. Primeiro, nos dois habitats há um número de espécies raras, representado por apenas um ou dois indivíduos. Como veremos, estas espécies são importantes para estimar a riqueza total de espécies no conjunto. Ao mesmo tempo, existem muitas espécies comuns. Nos dados das plantações mais novas, as quatro espécies mais comuns (*Calathus micropterus*, *Trechus secalis*, *Pterostichus oblongopunctatus* e *Pterostichus adstrictus*) somam 49% dos 243 indivíduos da amostra {100 x [(48 + 30 + 23)/243]}. Nos dados das plantações mais velhas, as duas espécies mais comuns

Tabela 9.2 Número de indivíduos de espécies de besouros carabeídeos capturados em armadilhas em plantações novas e antigas de pinheiros no norte da Europa. Os espaços em branco indicam que nenhum indivíduo daquela espécie foi coletado. A terceira coluna contém os resultados de uma amostragem aleatória de 63 indivíduos das amostras das plantações mais novas. (Dados primários de Niemelä et al. 1988.)

espécies de besouros	plantações novas	plantações antigas	tomada ao acaso na amostra das plantações novas
Calathus micropterus	48	29	11
Pterostichus oblongopunctatus	23	9	6
Notiophilus biguttatus	3	1	
Carabus hortensis	2		1
Carabus glabratus	15	1	6
Cychrus caraboides	6	1	2
Amara brunnea	2		1
Trechus secalis	30	15	13
Leistus terminatus	3	1	1
Amara familiaris	1		
Amara lunicollis	7		
Bembidion gilvipes	2		1
Bradycellus caucasicus	1		
Calathus melanocephalus	3		1
Carabus nitens	1		
Carabus violaceus	1		
Cicindela sylvatica	10		2
Cymindus vaporariorum	3		1
Harpalus quadripunctatus	7		
Harpalus sp.	1		1
Leistus ferrugineus	1		
Miscodera arctica	13		5
Notiophilus aestuans	2		2
Notiophilus germinyi	9		1
Notiophilus palustris	9		1
Pterostichus adstrictus	23		5
Pterostichus cupreus	1		1
Pterostichus diligens	1	2	
Pterostichus niger	7		
Pterostichus strenuus	4	4	1
Synuchus vivalis	4		
Total indivíduos (abundância)	243	63	63
Total espécies (riqueza de espécies)	31	9	20

(Calathus micropterus e Trechus secalis) somam 70% dos 63 indivíduos amostrados {100 x [29 + 15)/63]}.

Um total de 31 espécies foi coletado nas plantações mais novas, enquanto que apenas 9 espécies foram coletadas nas plantações mais antigas; isto mostraria que plantações mais novas suportam mais espécies de besouros. Mas será válida esta conclusão? As 31 espécies da plantação mais nova vieram de uma amostragem de 243 indivíduos e as 9 espécies da plantação mais antiga vieram de uma amostra de apenas 63 indivíduos. Sendo assim, será realmente surpreendente que tenhamos encontrado mais espécies nas plantações mais novas, de onde coletamos quase 4 vezes mais indivíduos?

Note também que a composição das espécies das plantações antigas está contida nas amostras das plantações novas: todas as espécies representadas nas plantações velhas são também presentes nas plantações novas. Por outro lado, há muitas espécies encontradas em plantações novas que não foram coletadas nas plantações antigas.

Este padrão sugere uma hipótese nula simples: talvez a riqueza das espécies não seja diferente entre plantações de pinheiros novas e antigas. Desta forma, a diferença observada na riqueza de espécies entre as duas amostras deve ser simplesmente resultado da diferença entre o número de indivíduos coletados nos dois habitats. Em outras palavras, os dados das plantações antigas devem representar "uma colherada menor de salada de frutas da mesma tigela." Como podemos provar essa hipótese?

Rarefação

A analogia da tigela de salada de frutas sugere uma maneira direta de comparar a diversidade nas duas plantações. Suponha que tenhamos amostrado apenas 63 indivíduos de cada uma das plantações de pinheiros – antiga e nova. Aí a comparação da riqueza de espécies seria válida porque as amostras seriam idênticas para os dois conjuntos; qualquer diferença na riqueza de espécies não seria confundida com diferenças na abundância. Não poderíamos voltar às plantações de pinheiros e colher amostras novamente, mas podemos aleatoriamente amostrar 63 indivíduos dos dados das plantações novas e ver quantas espécies estão presentes. Note que estamos de fato pegando uma sub-amostra aleatória que é ela própria uma pequena amostra da comunidade.

Nós poderíamos encher uma tigela com 243 pedaços de frutas para combinar com os dados da tabela 9.2, e depois aleatoriamente amostrar com uma colherada de 63 pedaços e ver quantos tipos de frutas (espécies) conseguimos. Ou ainda, podemos desenvolver um pequeno programa de computador para fazer a mesma coisa. O programa faz uma amostragem aleatória a partir de uma lista de indivíduos, amostrando sem reposição (significando que uma vez que um indivíduo da lista é amostrado, o mesmo indivíduo não pode ser amostrado uma segunda vez). A quarta coluna da tabela 9.2 mostra os dados que obtivemos com

uma única sub-amostra aleatória de 63 indivíduos da plantação nova. Esta sub-amostra contém 20 espécies – certamente menos que as 31 espécies observadas na amostra original, porém mais do que as 9 espécies observadas na amostra de 63 indivíduos das plantações antigas. Este método de pegar uma sub-amostra aleatória e generalizar a riqueza de espécies esperada daquela sub-amostra (ou qualquer outra estatística de diversidade) é chamada rarefação (que significa tornar menos denso).

É claro que uma sub-amostra aleatória diferente conteria uma mistura diferente de indivíduos e conseqüentemente, poderia conter um número diferente de espécies. Se repetirmos o processo de amostragem 1.000 vezes, geraríamos um histograma de valores de riqueza de espécies, mostrado na Figura 9.2. Note que apesar de estarmos amostrando cada indivíduo sem substituição, todos aqueles indivíduos retornam para a tigela quando começamos a próxima amostragem aleatória (amostrando com reposição). Os valores da riqueza de espécies na Figura 9.2 variam de 13 a 28. Em outras palavras, de 1.000 simulações numa amostragem aleatória de 63 indivíduos, uma das simulações conteve apenas 13 espécies e uma outra conteve 28 espécies. Assim, a única simulação ilustrada na quarta coluna da Tabela 9.2 foi razoavelmente típica, com 20 espécies representadas. A média das 1.000 simulações foi de 19,92 espécies, e 95% das amostras aleatórias contiveram entre 16 e 24 espécies.

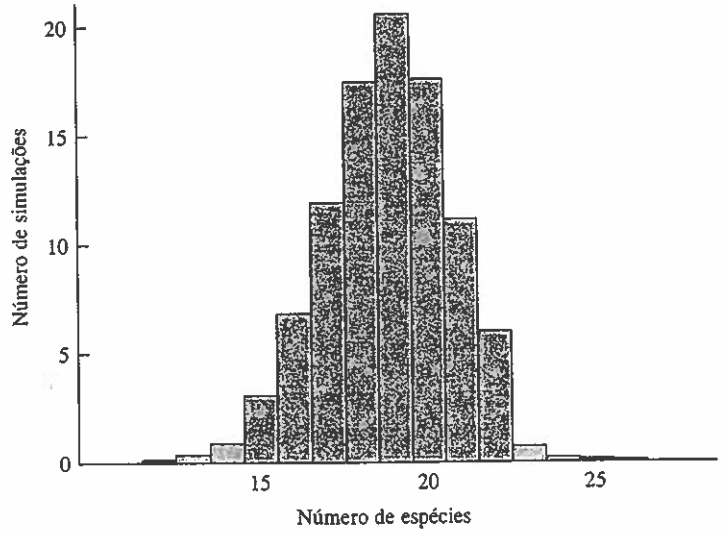


Figura 9.2 Histograma de 1000 sub-amostras aleatórias de riqueza de espécies. Um total de 63 indivíduos foi aleatoriamente amostrado de uma lista de espécies de besouros dos dados de uma plantação nova da coluna 2 da Tabela 9.2. A coluna 4 da Tabela 9.2 mostra os resultados de uma das amostras aleatórias. O histograma mostra a distribuição dos valores de riqueza de espécies destas simulações. A variação foi de 13 a 28 espécies. A média foi de 19,92 espécies, com um intervalo de confiança de 95%, de 16 a 24 espécies. Note que todos estes valores são consideravelmente maiores que as 9 espécies representadas pelos 63 indivíduos amostrados das plantações mais antigas (coluna 3 da Tabela 9.2).

Note que este intervalo de confiança de 95% (16 a 24) não inclui o número 9, que foi o número de espécies observadas na amostra de 63 indivíduos das plantações mais antigas. Em outras palavras, é improvável que uma amostra aleatória de indivíduos das plantações novas tenha gerado uma amostra com apenas 9 espécies. Por isso, quando uma plantação nova e uma antiga são comparadas usando amostras de 63 indivíduos para as duas, de forma significativa existem mais espécies nas plantações mais novas. A hipótese nula (que a riqueza de espécies não difere entre os dois tipos de plantações) pode ser rejeitada com esses dados.

ESTENDENDO A CURVA DE RAREFAÇÃO

No exemplo dos besouros, nós rarefizemos a amostra original das plantações mais novas de 243 indivíduos para uma sub-amostra de 63, para que pudéssemos fazer uma comparação válida com os dados das plantações mais antigas. De qualquer maneira, uma curva de rarefação completa pode ser estendida para todas as abundâncias possíveis. Neste caso, a curva de rarefação foi plotada como um gráfico com abundância (número de indivíduos) no eixo x e S (número de espécies) no eixo y.

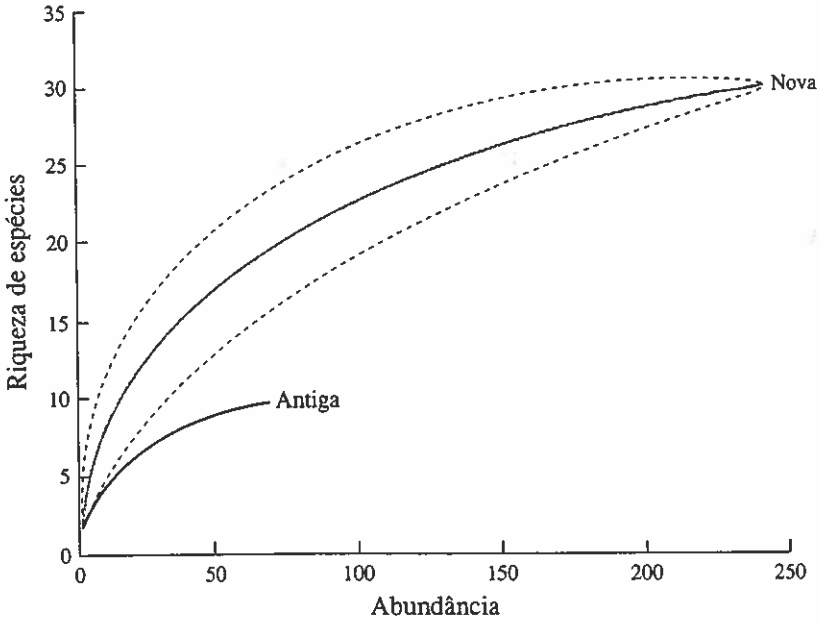


Figura 9.3 Curva de rarefação para dados de besouros carabeídeos da tabela 9.2. A curva mais alta de rarefação é a dos dados das plantações mais antigas. A curva mais baixa é a rarefação das plantações mais antigas. Para os dados das plantações mais novas, os 95% do intervalo de confiança é mostrado como uma linha tracejada (Adaptado de Gotelli e Graves 1996.).

Mesmo sem uma simulação de computador, sabemos a localização de dois pontos nessa curva. O primeiro ponto é a amostra observada, que contém S espécies e N indivíduos e está compreendida em algum quadrante alto do lado direito do gráfico. O segundo ponto é próximo ao eixo. Independentemente dos dados de biodiversidade ou do esquema de classificação, se amostrarmos apenas um único indivíduo, poderemos contar apenas uma espécie. Por isso, a curva de rarefação tem que terminar em um ponto [1,1] que é ponto mais baixo do lado esquerdo do gráfico (representando 1 indivíduo no eixo x e uma espécie no eixo y). Entre estes dois extremos, a curva de rarefação é construída com subamostras da amostra original e estendendo a curva da direita para a esquerda por interpolação.

A Figura 9.3 mostra as curvas de rarefação para plantações novas e antigas. Essa figura foi construída por simulação de uma amostragem aleatória de um número específico de indivíduos das duas amostras originais da tabela 9.2. Para os dados das plantações mais novas, a curva envolvendo o intervalo de confiança de 95% também está ilustrada.

PRESSUPOSTOS DA RAREFAÇÃO

O modelo de rarefação envolve alguns pressupostos se for usado para comparar amostras de comunidades diferentes.

#1 **A comunidade básica é constante e sua participação é fechada.** Em outras palavras, supomos que "a tigela de salada de frutas está fechada", então seu conteúdo não está grandemente influenciado pela migração de indivíduos de outros habitats. Como veremos, existem alguns conjuntos onde a tigela de salada de frutas parece "vazar" e o total da riqueza de espécies da tigela não se mantém de um período de tempo para o outro.

#2 **A amostragem foi suficiente para permitir uma comparação útil de duas ou mais comunidades.** Pode não ser possível distinguir facilmente curvas diferentes, a não ser que tenhamos amostrado um número suficiente de indivíduos, porque todas as curvas de rarefação convergem em amostras pequenas ao ponto [1,1]. Na prática, é difícil determinar se a amostragem foi suficiente porque não sabemos o quão perto nossa amostra original está da assíntota da curva de rarefação. Estimadores assintóticos de riqueza de espécies (descritos mais para frente neste capítulo) podem ser usados para este propósito.

#3 **Indivíduos de diferentes comunidades foram amostrados com métodos idênticos.** Todos os métodos de amostragem são tendenciosos de alguma forma. Por isso não podemos, por exemplo, comparar amostras de diversidades de insetos capturados de armadilhas de solo e adesivas. De qualquer

maneira, poderíamos usar rarefação para comparar a eficiência das armadilhas de solo e adesivas usadas no mesmo lugar. (ex. Ellison et al. 2007). Poderíamos também comparar diversidade em dois lugares unindo os dados das armadilhas de solo e adesivas, mas apenas se ambos os métodos de amostragem fossem padronizados

#4 **A distribuição espacial dos indivíduos é aleatória**. Se os indivíduos de cada espécie são espacialmente autocorrelacionados ou agregados nas suas ocorrências, então a rarefação baseada em indivíduo superestimará o número de espécies que seriam encontradas numa amostra aleatória tirada de uma pequena área.

#5 **Indivíduos são amostrados independentemente e aleatoriamente**.Este pressuposto é provavelmente um dos mais freqüentemente violadas nos estudos de amostragem. A unidade de amostra raramente é um indivíduo único. Ao invés disso, usamos armadilhas de solo, contagens em parcelas, redes de arrasto, contagens de tempo, amostras de solo ou outras unidades de amostragem que podem capturar múltiplos indivíduos mas são independentes umas das outras. Como veremos, o modelo de rarefação pode ser estendido para ser usado com dados baseados em amostras, o que também pode ajudar a superar os efeitos da agregação de ocorrência de espécies de indivíduos em pequenas escalas espaciais.

#6 **As amostras a serem comparadas são taxonomicamente "similares"**. Se duas amostras possuem curvas de rarefação idênticas, mas todas espécies diferentes, não necessariamente concluiremos que elas foram tiradas do mesmo conjunto. Rarefação estima a riqueza de espécies e leva em conta a equitabilidade relativa das espécies, mas não quantifica diretamente ou compara a composição de duas comunidades. Índices de similaridade, que também têm distribuição de amostragem podem ser usados para avaliar diretamente a composição de duas comunidades através do número observado e esperado de espécies (Chao et al. 2005).

RAREFAÇÃO BASEADA EM INDIVÍDUO E EM AMOSTRA

Os exemplos deste capítulo descrevem as amostras de biodiversidade como uma seleção aleatória de organismos individuais e as estatísticas descritas aqui são baseadas neste modelo de amostragem aleatória de indivíduos. Na realidade, dados de biodiversidade raramente são amostrados desta maneira. As unidades de estudo são usualmente uma armadilha de solo, parcelas, transectos, iscas ou alguma outra unidade de amostragem que atraia ou capture múltiplos indivíduos.

O problema é que a amostra representa a repetição da unidade estatística independente, mas são os indivíduos da amostra que contêm a informação de biodi-

versidade (Gotelli e Colwell 2001). Os exemplos deste capítulo descrevem a rarefação baseada em indivíduo, na qual indivíduos são aleatoriamente escolhidos em uma única grande amostra. Por outro lado, dados freqüentemente consistem em um grupo de muitas amostras, cada uma delas contendo muitos indivíduos e espécies. Para tais dados, é possível conduzir rarefação baseada em amostra, na qual um subconjunto aleatório de amostras é tomado dos dados e nestas amostras selecionadas aleatoriamente, calculamos o número de espécies observadas.

Na rarefação baseada em amostra, geralmente não contamos os organismos individuais em uma amostra, mas simplesmente registramos se uma dada espécie está ou não presente naquela amostra. Rarefações baseadas em amostras também resultam em uma curva de rarefação, mas o eixo x da curva é o número de amostras, não o número de indivíduos. Além disso, a origem da curva de rarefação baseada em amostras pode não ocorrer mais no ponto [1,1] porque as amostras irão geralmente conter mais que uma única espécie.

Rarefação baseada em amostra usa as amostras como a própria unidade de repetição, mas existe ainda um problema potencial em relação às abundâncias.

Suponha que comparemos dois habitats com curvas de rarefação baseadas em amostra e estimemos o número de espécies contidas, por exemplo, em 100 destas amostras. Se o número de indivíduos por amostra for muito maior em um dos habitats do que no outro, a rarefação baseada em amostra não permitirá uma comparação adequada de diversidade nas duas regiões, porque elas diferem em seus níveis de abundância. A solução é reescalar o eixo x da curva de rarefação baseada em amostras para abundâncias individuais (Gotelli e Colwell 2001). Deste modo, as curvas de rarefação serão possivelmente deslocadas para a esquerda ou para a direita, dependendo do número médio de indivíduos que sejam esperados para um dado número de amostras.

Casualmente, quando se usa rarefação baseada em amostra, podemos relevar o pressuposto que a distribuição espacial de indivíduos é aleatória (pressuposto 4). As amostras preservam qualquer heterogeneidade inerente à distribuição espacial, de modo que a diversidade por amostra é adequadamente estimada. Mais à frente neste capítulo, focaremos em rarefação baseada em indivíduo. Veja Colwell et al. (2004) para mais detalhes sobre rarefação baseada em amostra.

CALCULANDO A CURVA DE RAREFAÇÃO E SUA VARIÂNCIA

Quando calculamos a curva de rarefação, queremos saber a riqueza de espécies esperada ou média a partir de um dado número de indivíduos. Como vimos, esperamos alguma variação entre amostras aleatórias, então há também uma variação e um intervalo de confiança que pode ser associado com esta média.

A curva de rarefação e suas variações podem ser calculadas (ou estimadas) de três modos diferentes. Primeiro, podemos usar um computador para simular repetidas amostragens aleatórias de indivíduos de uma coleção original, como descrevemos anteriormente nos dados do besouro.

Um segundo método para calcular a curva de rarefação é usar a teoria de amostragem estatística e diretamente calcular o número esperado de espécies e sua variação, sem recorrer a uma simulação (Heck et al. 1975). Este cálculo é baseado em equações estatísticas que especificam o número de permutações possíveis nos dados de uma amostra de um dado tamanho.

Finalmente, uma aproximação muito boa da curva de rarefação pode ser calculada a partir da seguinte equação (Brewer e Williamson 1994):

$$E(S_m) \approx S - \sum_{i=1}^{S} \left(1 - p_i\right)^m \qquad \text{Equação 9.3}$$

Onde S é o número de espécies, m o número total de indivíduos e p_i é a proporção de indivíduos de espécies i na amostra original. $E(S_m)$ é o número esperado de espécies a ser encontrado em uma sub-amostra de m indivíduos tirados aleatoriamente de uma coleção original de N indivíduos.

Compare cuidadosamente a Equação 9.3 com a Equação 7.6 do capítulo Biogeografia de ilhas. Naquele capítulo, desenvolvemos um modelo de amostragem passiva (Coleman et al 1982) para prever o número de espécies numa ilha de determinado tamanho. No modelo de amostragem passiva (veja pág 173), indivíduos foram vistos como análogos a dardos, espécies como análogas às cores dos dardos e ilhas análogas aos alvos que seriam aleatoriamente atingidos pelos dardos. Cada ilha aleatoriamente "amostrou" uma fração do número total de indivíduos do arquipélago. A Equação 9.3 representa uma derivação paralela baseada na proporção do número total de indivíduos contidos na sub-amostra. De fato, poderíamos dizer que o modelo de amostragem passiva para as ilhas é simplesmente uma curva de rarefação construída a partir de uma lista de todos os indivíduos e espécies presentes no arquipélago. O número de indivíduos "amostrados" pela ilha é proporcional à área relativa da ilha. Está além deste livro-texto produzir ou apresentar equações para a variação da curva de rarefação. No entanto, observaríamos que na rarefação baseada em indivíduos, a variação (e o intervalo de confiança) convertem para 0,0 nas abundâncias máximas e mínimas. Na mínima abundância de 1 indivíduo, nós sempre contaremos exatamente uma espécie, então não há variação. Na máxima abundância do número original de indivíduos S, contaremos sempre exatamente S espécies, então a variação será também zero neste ponto (veja Figura 9.3).

No entanto, a amostra observada é, ela própria, uma amostra aleatória de uma comunidade muito maior. Se fôssemos pegar uma segunda amostra de N indivíduos da mesma comunidade, nós não necessariamente obteríamos S espécies novamente. Então, a variação da maior amostra não convergiria para zero. Colwell et al (2004) derivou a estimativa de variação estimada para rarefação baseada em amostra que leva em conta a variedade estimada de amostragem de um universo estatístico muito maior. Softwares disponíveis gratuitamente na Internet podem

ser usados para calcular curvas de rarefação baseada em amostra e indivíduo e suas variações (Colwell 2004, Gotelli e Entsminger 2007).

Riqueza e Densidade de Espécies

Quando ecologistas discutem "riqueza de espécies", eles freqüentemente estão se referindo à densidade de espécies - o número de espécies coletadas por um esforço padronizado de amostragem (Simpson 1964). Este esforço padronizado de amostragem pode ser definido por tempo (horas gastas no levantamento), espaço (área medida de uma parcela), ou alguma outra unidade consistente de amostragem (ex. número de espécies por armadilha/tempo).

Preferimos pensar em riqueza de espécies como o número esperado de espécies para um dado número de indivíduos. Em outras palavras, estamos nos referindo à riqueza de espécies como uma padronização baseada no número de indivíduos amostrados. A distinção é importante porque a densidade de espécies tem realmente dois componentes: riqueza de espécies, e a densidade total ou abundância de organismos numa área de amostragem (James e Wamer 1982). A relação pode ser vista notando que as unidades destes termos se anulam como se segue :

MEDIDAS DE DIVERDADE	densidade de espécies	=	riqueza de espécies	×	densidade total	Expressão 9.2
UNIDADE	$\frac{\text{espécies}}{\text{área}}$	=	$\frac{\text{espécies}}{\text{indivíduos}}$	×	$\frac{\text{indivíduos}}{\text{área}}$	

Portanto, a densidade de espécies é afetada tanto pela riqueza de espécies (número de espécies por um número padronizado de indivíduos) quanto pela densidade total de organismos na área estudada (indivíduos por área ou outra unidade de amostragem). Embora a maioria dos ecologistas esteja interessada na densidade de espécies, a densidade total de organismos determina o número de indivíduos amostrados e potencialmente pode ter um grande efeito na densidade de espécies medida.

O desafio é que a densidade total dos organismos é afetada pelo tipo de amostragem usada. É preciso tomar grande cuidado ao comparar a diversidade entre áreas que não foram amostradas com esforço idêntico. Mesmo quando a amostragem for diretamente comparável, a densidade total pode ser afetada pelas condições locais da amostragem tal como a temperatura do ar ou cobertura de nuvens, que influenciam o movimento de animais e a eficiência da amostragem por armadilhas. Finalmente, a densidade total pode também ser afetada por fatores biológicos importantes. Por exemplo, habitats com alta intensidade de nutrientes podem ter biomassa e abundância maiores do que habitats com baixa intensidade de nutrientes. A rarefação é um método analítico importante para o estudo da biodiversidade porque separa densidade de espécies em componentes de riqueza de espécies e densidade total.

Estimadores de Riqueza de Espécies

Rarefação é um método de padronização de dados de riqueza de espécies através de interpolação: rarefazemos os dados observados para determinar quantas espécies seriam encontradas numa amostra menor. No entanto, uma questão igualmente importante é - Qual é o total de espécies presentes na área estudada (Colwell e Coddington 1994)? Se pudéssemos amostrar indivíduos suficientes, terminaríamos atingindo uma assíntota de riqueza de espécies e amostras posteriores não encontrariam novas espécies. Para estimar esta assíntota, podemos usar extrapolação para fazer inferências além dos limites de nossa amostra.

Estimadores assintóticos usam a informação em uma amostra de biodiversidade para estimar o número de espécies não detectadas na comunidade. Em outras palavras, nós usamos a informação de quantidade e cores presentes em uma porção de nossa salada de frutas para estimar o número de cores diferentes na tigela toda.

O índice *Chao*1 (Chao 1984) é um simples e poderoso estimador assintótico que usa a informação de freqüência de espécies raras para estimar o número de espécies faltando. Suponha que temos uma coleção de N indivíduos com uma quantidade de espécies S_{obs}. Seja f_1 = número de *singletons* (espécies que são representadas por exatamente um indíviduo na amostra), e f_2 = número de *doubletons* (espécies representadas por dois indivíduos). Intuitivamente, pareceria que quanto mais dessas espécies "raras" estivessem presentes na amostra, mais espécies não descobertas estariam na comunidade. A estimativa de *Chao*1 do número total de espécies é:

$$S_{est} = S_{obs} + \left(\frac{(f_1)^2}{2 f_2} \right) \qquad \text{Equação 9.4}$$

onde S_{est} é o número estimado de espécies, S_{obs} é o número observado de espécies, e a razão $(f_1)^2/(2f_2)$ é o número estimado de espécies não descobertas. Por exemplo, para os dados de besouros carabeídeos nas plantações antigas de pinheiros (Tabela 9.2, coluna 3), 9 espécies foram observadas, 4 das quais foram representadas por apenas 1 indivíduo ($f_1=4$) e 1 das quais foi representado por 2 indivíduos ($f_2=1$). Então, a riqueza estimada do total de espécies é 17, com 8 espécies não descobertas. Por diversas razões, o índice *Chao*1 é uma estimativa conservadora, por isso deve ser interpretada como se estivéssemos estimando um número mínimo de espécies não detectadas. Uma forma modificada desse índice é disponível para dados baseados em amostras, a variância e o intervalo de confiança também podem ser calculados; veja Colwell (2004) para detalhes.

Quanto esforço de amostragem é necessário para atingir S_{est} ? Há equações disponíveis hoje para responder essa questão (Gotelli et al. no prelo), mas a Equação 9.4 nos oferece facilmente um limite: a assíntota será atingida quando todas as espécies forem representadas por pelo menos 2 indivíduos na amostra.

Da Equação 9.4 quando o número de *singletons* (f_1) for igual a 0, $S_{est} = S_{obs}$ e não houver mais nenhuma espécie não descoberta. Infelizmente, para atingir este objetivo pode ser preciso muitas amostragens a mais. Quando indivíduos suficientes são acumulados para eliminar os *singletons* de uma amostra inicial, espécies não detectadas anteriormente começarão a aparecer. Estas novas espécies serão inicialmente representadas por *singletons*, e seria preciso muitas amostras adicionais para capturar mais indivíduos destas espécies de modo que as tornassem *doubletons*.

Até para faunas bem amostradas, o dobro ou mais de uma amostragem inicial pode ser necessário para capturar todas as espécies raras. E em alguns casos, uma assíntota pode ser atingida jamais. Nas florestas tropicais de La Selva, Costa Rica, um intensivo programa de coleta continua produzindo novas espécies de formigas e outros artrópodes depois de 10 anos de coletas (Longino et al. 2002). O problema reside não exatamente no estimador de diversidade, mas no sistema de amostragem. Muitas das espécies raras coletadas em La Selva provavelmente são migrantes ou desgarradas que não estão se reproduzindo localmente. Em outras palavras, a salada de frutas da biodiversidade é "vazada" ou porosa e assumir um universo amostral fixo em um ambiente fechado (pressuposto #1) não é garantido. Se o conjunto de espécies está mudando com o tempo, os estimadores assintóticos podem também tornar-se imprecisos porque espécies representadas por *singletons* coletadas em amostras anteriores podem não voltar a ocorrer em amostras posteriores (Magurran 2007).

Equitabilidade de Espécies

Agora consideraremos o problema de como estimar a equitabilidade de espécies. Dúzias de métodos para elaboração de índices e gráficos de diversidade de espécies foram propostos (Magurran 2004), muitos dos quais fazem uso dos valores de p_i da da curva de ordenação de abundâncias. Provavelmente o mais famoso é o índice Shannon-Wiener:

$$H' = -\sum_{i=1}^{S} p_i \ln\left(p_i\right) \qquad \text{Expressão 9.3}$$

Para um dado número de espécies S e um dado número de indivíduos N, quanto mais alto o índice, mais similares as abundâncias relativas.

No entanto, existem alguns desafios ao usar medidas como o índice Shannon-Wiener para quantificar a equitabilidade de espécies:

1. A maioria dos índices de diversidade são calculados usando os valores observados de p_i. No entanto, eles são sensíveis ao número de indivíduos medidos. Por exemplo, não considerando a forma da distribuição da ordem de abundâncias, se apenas um indivíduo for amostrado, os valores estimados para o

p_i mudam, porque espécies raras começam a aparecer em amostras maiores. Conseqüentemente, estimativas da maioria dos índices de diversidade (incluindo riqueza de espécies) podem ser afetadas pelo número de indivíduos amostrados. Chao e Shen (2003) fornecem uma correção para o índice Shannon-Wiener que leva em conta a subamostragem de espécies raras.

2. A maioria dos índices não possui "unidades" de diversidade que possam ser entendidas facilmente. Jost (2007) oferece uma fórmula simples para converter índices comuns de diversidade em unidades de "espécies efetivas".
3. A maioria dos índices não pode ser relacionada com um modelo amostral estatístico.

Usaremos um índice simples de diversidade, probabilidade de um encontro especifico (*PEI*) de Hurlbert (1971) que resolve quase todos esses problemas. Como veremos, esse índice também tem uma relação teórica importante com a curva de rarefação.

O índice *PEI* responde uma questão simples: qual a probabilidade de dois indivíduos aleatoriamente retirados de uma amostra serem de duas espécies diferentes? Em um extremo, se todos os indivíduos da amostra forem de uma única espécie, então a resposta será $PEI = 0{,}0$, porque não existe a chance de amostrarmos um indivíduo de uma segunda espécie. No outro extremo, se a abundância relativa de todas as espécies for igual e existir um número infinitamente grande de espécies, $PEI = 1{,}0$, porque o próximo indivíduo retirado da amostra sempre representará uma nova espécie. Embora 1,0 seja teoricamente o valor máximo de *PEI*, conjuntos reais de espécies, possuindo menos que um número infinito de espécies, terão sempre um valor de *PEI* menor que 1,0.

Podemos usar algumas leis básicas da probabilidade para derivar uma fórmula matemática que estime o *PEI*. Primeiro, lembre-se que os valores de pi representam a fração do número total de indivíduos que consistem a espécie i. Podemos também interpretar pi como um estimador de probabilidade que um único indivíduo retirado da amostra represente a espécie i. Por isso, a probabilidade que dois indivíduos retirados da amostra aleatoriamente, amostrados com reposição, ambos sejam da espécie i é :

$$P(\text{dois indivíduos sejam ambos da espécie } i) = (p_i)(p_i) = (p_i)^2 \quad \text{Expressão 9.4}$$

No entanto, essa equação dá a resposta para apenas uma das espécies. Para determinar a probabilidade que ambos os indivíduos sejam da mesma espécie no grupo, precisamos adicionar estas probabilidades para todas as espécies:

$$P(\text{dois indivíduos sejam ambos da espécie}) = \sum_{i=1}^{S} (p_i)^2 \quad \text{Expressão 9.5}$$

A probabilidade de dois indivíduos representarem duas diferentes espécies é

$$P(\text{dois indivíduos não sejam da mesma espécie}) = PIE = 1{,}0 - \sum_{i=1}^{S} \left(p_i\right)^2 \quad \text{Expressão 9.6}$$

Finalmente, multiplicaremos por um pequeno fator de correção baseado em N, o número total de indivíduos na amostra.

$$PIE = \left(\frac{N}{N\text{-}1}\right)\left(1 - \sum_{i=1}^{S} \left(p_i\right)^2\right) \quad \text{Equação 9.5}$$

Se o tamanho da amostra for razoavelmente grande ($N > 20$), o fator de correção tem quase nenhum efeito no valor calculado de *PEI*.

Com a Equação 9.5, o valor calculado de *PEI* para dados de plantações novas da Tabela 9.2 é 0,92 e 0,72 para as plantações antigas.

Há muitas razões para preferir o índice *PEI* a outros índices. Primeiro, *PEI* é medido em unidades de probabilidade, de modo que diferenças ou mudanças em diversidade podem ser interpretadas significativamente. Segundo, o *PEI*, diferentemente de muitos dos outros índices, não é sensível ao tamanho da amostra. A Figura 9.4 ilustra um cálculo similar à rarefação no qual sub-amostras aleatórias de indivíduos foram repetidamente retiradas dos dados das plantações novas e antigas e a média do valor de *PEI* calculada. Você pode ver que a média não muda, embora as estimativas tornem-se mais variáveis em amostras de menor tamanho.

Finalmente, o *PEI* tem uma correlação conceitual importante com a curva de rarefação: o *PEI* mede a inclinação da curva de rarefação na sua origem (Olszewski 2004). Lembre-se que a origem da curva de rarefação é o ponto [1,1] (um indivíduo e uma espécie). A inclinação dessa curva b é medida como :

$$b = \frac{\Delta Y}{\Delta X} = \frac{\Delta \text{ número de espécies}}{\Delta \text{ número de indivíduos}} \quad \text{Expressão 9.7}$$

Na base da curva de rarefação, a inclinação representaria o número esperado de novas espécies adicionadas à medida que adicionamos um novo indivíduo. Se o conjunto fosse composto por todos os indivíduos de uma espécie, a curva de rarefação seria plana e sua inclinação igual a 0,0. Como descrevemos antes, o *PEI* também é igual a 0,0 quando todos os indivíduos são da mesma espécie porque não há chance de adicionarmos uma segunda espécie quando amostramos um segundo indivíduo. No outro extremo, teoricamente, a inclinação mais acentuada possível para aquela curva de rarefação é 1,0, o que aconteceria se o segundo indivíduo adicionado fosse sempre de uma espécie nova. Similarmente, para uma comunidade maximamente diversa, *PEI* é igual a 1,0 porque a probabilidade que um novo indivíduo adicione uma espécie é 1,0.

Do mesmo modo que a curva de rarefação e *PEI* são bastante relacionados, existe também uma relação entre a riqueza de espécies e todas as medidas de equitabilidade de espécies. Equitabilidade de espécies influencia a forma da curva

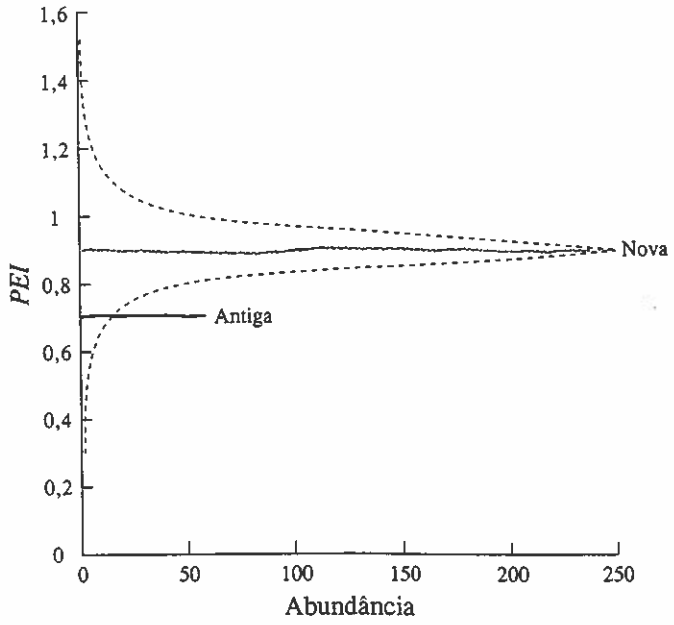


Figura 9.4 Rarefação do índice de diversidade *PEI*, a probabilidade de um encontro interespecífico. Este índice (veja Equação 9.5) mede a chance que dois indivíviduos tomados ao acaso representem duas espécies diferentes. Cada linha é a média de 1000 simulações. Ao contrário da riqueza de espécies, este índice não é dependente do tamanho de amostra e as curvas dos dados de plantações novas e velhas não mudam sistematicamente quando o número de indivíduos amostrados é reduzido. A linha tracejada indica o intervalo de confiança teórico para os dados de plantações novas. Apesar que este intervalo de confiança teórico é plotado como uma distribuição simétrica, os valores calculados de *PEI* não podem exceder 1,0. (Adaptado de Gotelli e Graves, 1996.)

de rarefação, mas o número de indivíduos e espécies amostradas influenciam a equitabilidade relativa da distribuição. Embora a riqueza de espécies e a equitabilidade de espécies representem diferentes componentes de biodiversidade, não são completamente independentes um do outro.

Há um último bônus resultante do uso de *PEI* como uma índice de equitabilidade de espécies: ele pode ser calculado para dados expressos em porcentagem de cobertura ou biomassa. Suponha que amostramos gramíneas em uma parcela de 0,25m² de campina. Não podemos contar plantas individuais, mas podemos estabelecer um grid de 100 pontos e registrar as espécies (ou solo nu) sob cada ponto. A partir destes dados, poderíamos calcular:

$$p_i = \frac{\text{número de pontos que tocaram a espécie } i}{\sum_{i=1}^{S} \text{número de pontos que tocaram a espécie } i} \qquad \text{Expressão 9.8}$$

Note que se nenhum dos pontos estiver em solo nu (i.e. há uma espécie sob cada ponto), o denominador da Expressão 9.8 é igual a 100. Usando estes valores de p_i, podemos calcular o índice *PEI* da mesma forma que fizemos antes.
Alternativamente, suponha que você mediu a biomassa de cada espécie, ao invés da abundância ou porcentagem de cobertura. Neste caso:

$$p_i = \frac{\text{biomassa da espécie } i}{\sum_{i=1}^{S} \text{biomassa da espécie } i} \qquad \text{Expressão 9.9}$$

No entanto, por causa de não estarmos mais amostrando indivíduos aleatoriamente, as interpretações de *PEI* para porcentagem de cobertura ou dados de biomassa são sutilmente diferentes. *PEI* agora representa a probabilidade que dois pontos aleatoriamente escolhidos no espaço estejam sobre duas espécies diferentes.

É importante enfatizar que o modelo de rarefação não pode ser usado a menos que tenhamos amostrado indivíduos discretos. Todavia, mesmo que não possamos calcular a curva de rarefação diretamente para porcentagem de cobertura e dados de biomassa, podemos calcular *PEI*, que é um índice de diversidade que mede a inclinação da curva de rarefação.

RESUMO

Quantificar e comparar padrões de diversidade de espécies é uma atividade básica dos ecologistas de comunidades. Todavia, estimar a riqueza de espécies é um desafio porque muitas espécies têm baixas abundâncias e não são frequentemente detectadas pelos levantamentos biológicos. Além disto, o número e a equitabilidade relativa das espécies são muito sensíveis ao número de indivíduos e amostras coletadas. Este capítulo descreve três ferramentas estatísticas que podem auxiliar a vencer estes desafios.

1. Rarefação, que estandardiza as comparações de riqueza de espécies a um número em comum de indivíduos.

2. O estimador assintótico *Chao*1 que fornece uma estimativa mínima do número de espécies que não foram detectadas pelos levantamentos biológicos.

3. *PEI*, a probabilidade de um encontro interespecífico, que mede a chance que dois indivíduos tomados ao acaso de um conjunto sejam de duas espécies distintas.

A análise estatística de dados de biodiversidade é um desafio e as respostas a ele têm evoluído rapidamente (Mao e Colwell 2005). Os tópicos mais atuais incluem a comparação de comunidades com base na similaridade e composição de espécies (Chao et al 2005), estimativas do esforço amostral necessário para

atingir a assíntota de riqueza de espécies (Gotelli et al, no prelo) e a partição da biodiversidade nos componentes local e regional (Jost 2007). Software gratuitos para a análise de dados de biodiversidade incluem EstimateS (Colwell 2004), SPADE (Chao e Shen, 2006) e EcoSim (Gotelli e Entsminger 2007).

PROBLEMAS

9.1 Usando os dados de formigas na Tabela 9.1. calcule *Chao*1, *PEI* e o número esperado de espécies para uma amostra aleatória de 50 indivíduos.

Apêndice

Embora muitos estudantes de ecologia cursem disciplinas de cálculo no início da faculdade, minha experiência é de que os alunos têm dificuldade em relacionar o material que aprenderam no cálculo com os modelos ecológicos de crescimento populacional. Este apêndice explica o processo de construção de modelos ecológicos e como o cálculo entra neste processo.

CONSTRUINDO UM MODELO POPULACIONAL

Comecemos pelo princípio. Exatamente, o que pretendemos fazer quando modelamos uma população? Nosso objetivo é escrever uma equação, ou função, que nos diga qual será o tamanho N da população em um determinado tempo t no futuro:

$$N = f(t) \qquad \text{Expressão A.1}$$

Se introduzirmos o tempo decorrido t nesta função f, ela nos dará uma previsão do tamanho N da população no tempo t. Obviamente, para construir a função precisaremos de alguma informação além do t. O tamanho da população dependerá de muitas coisas além do tempo decorrido. Uma boa parte deste livro é dedicado a elaborar os detalhes físicos e biológicos do modelo.

A DERIVADA: VELOCIDADE DA POPULAÇÃO

Embora queiramos produzir uma função do tipo da Expressão A.1, não é exatamente aí que começaremos a construir o modelo populacional. Isto acontece porque é difícil modelar diretamente os fatores que fazem uma população ser grande ou pequena. Em vez disso, é bem mais fácil modelar os fatores que levam uma população a *aumentar* ou a *diminuir* de tamanho.

Desta forma, estabelecemos uma importante distinção entre o tamanho de uma população (N) e a sua taxa de crescimento (dN/dt). O tamanho da popula-

ção é o número total de indivíduos e se mede em unidades de indivíduos. A taxa de crescimento é a "velocidade" da população, isto é, a mudança no tamanho da população por unidade de tempo, e se mede em unidades de indivíduos / tempo.

Exatamente como medimos a taxa de crescimento de uma população? Suponha que fazemos um censo de uma população de papagaios e contamos 500 aves. Regressamos à nossa população um ano mais tarde e contamos 600 aves. A taxa de crescimento populacional pode ser medida como a mudança no tamanho da população dividia pela mudança no tempo:

$$\text{Taxa de crescimento populacional} = \frac{(600-500)}{(1-0)} = 100 \text{ aves/ano} \quad \text{Expressão A.2}$$

Esta medida é uma média e ela será válida enquanto a população crescer a uma taxa constante ao longo do ano. No entanto, é provável que a taxa de crescimento populacional mude com o tempo. Em outras palavras, se medíssemos a taxa de crescimento populacional durante a estação reprodutiva, obteríamos uma taxa muito superior a 100 aves / ano. Se medíssemos numa época em que as fêmeas não estivessem se reproduzindo, nossa medição da taxa de crescimento populacional seria zero, ou até uma medição negativa se tivessem ocorrido perdas por morte ou emigração.

De forma semelhante, se você fizer uma viagem de carro, poderá calcular a sua velocidade média dividindo a distância percorrida pelo tempo decorrido. No entanto, ao longo da viagem, a velocidade do seu carro pode ter atingido valores bem diferentes da média ao passar por estradas de tráfico denso, ou por extensões de auto-estrada.

Assim, o melhor é medir a velocidade sobre um intervalo de tempo muito curto. Suponha que medimos o tamanho da população no tempo t e depois novamente um pouco mais tarde em $t+x$. Nossa equação para o crescimento populacional será:

$$\text{Taxa de crescimento populacional} = \frac{(N_{t+x}-N_t)}{(t+x-t)} \quad \text{Expressão A.3}$$

A derivada de qualquer função é simplesmente esta velocidade medida num intervalo de tempo infinitamente pequeno. Em outras palavras, x é muito pequeno, tão pequeno que se aproxima de zero. Escrevendo o mesmo numa equação diferencial contínua temos:

$$\text{Taxa de crescimento populacional} = dN/dt \quad \text{Expressão A.4}$$

Aqui, dN significa a alteração do tamanho da população medida num intervalo de tempo muito curto dt. Graficamente, dN/dt é nada mais nada menos que o declive da nossa função original $f(t)$. Assim, se representarmos o tamanho N da população em função do tempo t, a taxa de crescimento populacional em qual-

quer tempo t é dada pela linha tangente à função nesse ponto t (Figura A.1). Repare que o declive desta linha pode mudar dependendo de onde o medirmos no gráfico da população. Em outras palavras, a taxa de crescimento populacional não é uma constante, ela pode mudar com o tempo.

É fundamental que você compreenda a distinção entre o tamanho da população (N) e a taxa de crescimento populacional (dN/dt). O tamanho da população será sempre um número não-negativo, mas a taxa de crescimento populacional pode ser positiva, negativa, ou zero, conforme a população esteja aumentando, diminuindo ou sem alteração. Na verdade, acontece normalmente que as populações grandes tenham taxas de crescimento baixas e vice-versa. O Capítulo 2 desenvolve este modelo de crescimento populacional denso-dependente em detalhe.

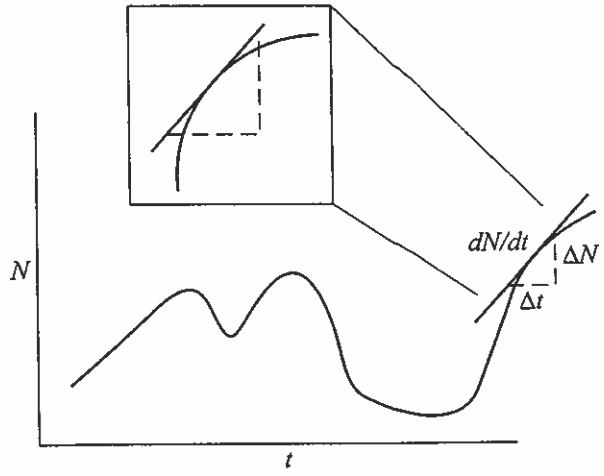


Figura A.1 Tamanho da população (N) representado em função do tempo (t). Para qualquer valor de t, o declive da linha tangente à curva nesse ponto dá a taxa de crescimento populacional, dN / dt.

MODELANDO O CRESCIMENTO DA POPULAÇÃO

Uma vez definida a taxa de crescimento populacional como a variável de interesse, o próximo passo é começar a incorporar os detalhes do crescimento populacional ao modelo. Ao folhear este livro, você perceberá que o crescimento populacional é definido por uma série de termos, alguns são positivos e aumentam o crescimento da população, outros são negativos e reduzem o crescimento.

Cada termo do modelo acarreta alguns pressupostos de como a população está crescendo. A construção de novos modelos consiste essencialmente em retirar ou alterar estes pressupostos, modificando a equação existente para que ela ex-

prima o novo cenário. Por exemplo, a Equação 1.1 é a equação diferencial para o crescimento populacional exponencial:

$$dN/dt = rN \qquad \text{Equação 1.1}$$

Como foi explicado no Capítulo 1, um dos pressupostos da Equação 1.1 é a ausência de migração entrando ou saindo da população. Agora, podemos retirar este pressuposto e modificar a Equação 1.1 para incluir migração.

Quando modelamos o crescimento populacional, precisamos ter cuidado ao decidir se os fatores de crescimento se comportam como constantes ou como proporcionais ao tamanho da população. Por exemplo, suponha que da nossa população de papagaios emigrava um número constante de indivíduos por ano (c). Esta taxa c não muda com o tempo nem com o tamanho da população. As suas unidades são número de emigrantes / ano.

Assim, nosso novo modelo de crescimento populacional é:

$$dN/dt = rN\text{-}c \qquad \text{Equação A.1}$$

Poderíamos descrever o processo de emigração de outras formas. Por exemplo, suponha que certa fração da população emigre a uma taxa constante. Considere que a constante g representa a taxa de emigração per capita, ou por indivíduo. As unidades de g são indivíduos / indivíduo • tempo. Conseqüentemente, a taxa de emigração (emigrantes / tempo) é gN. Isto resulta no modelo de crescimento populacional:

$$dN/dt = rN - gN \qquad \text{Equação A.2}$$

Como veremos, as previsões do crescimento populacional feitas por estes dois modelos diferem substancialmente.

ACHANDO A SOLUÇÃO DE EQUILÍBRIO

Agora que definimos nossa equação de crescimento populacional, o próximo passo é achar uma solução de equilíbrio. Estamos interessados em descobrir quando é que a nossa população pára de crescer, se é que isso acontece. Em outras palavras, será que a população atinge um ponto em que ela não aumenta nem diminui mais? Matematicamente, este equilíbrio corresponde ao tamanho populacional em que $dN/dt=0$. Repare que pode existir mais do que um ponto de equilíbrio, isto é, mais do que um tamanho populacional que satisfaz a condição de equilíbrio. Regressando à Equação A.1, podemos igualá-la a zero e resolver para o equilíbrio:

$$0 = rN - c \qquad \text{Expressão A.5}$$

$$c = rN \qquad \text{Expressão A.6}$$

$$N = c/r \qquad \text{Equação A.3}$$

A Equação A.3 dá o equilíbrio para a Equação A.1, onde uma população em crescimento exponencial está perdendo um número constante de indivíduos. A Equação A.3 diz que a nossa população modelo parará de crescer se o tamanho populacional atingir a razão c/r.

O equilíbrio para a Equação A.2 é ligeiramente diferente. Neste modelo, a população em crescimento exponencial perde uma proporção constante de indivíduos para a emigração. Igualando esta equação a zero e resolvendo obtemos:

$$0 = rN - gN \qquad \text{Expressão A.7}$$

$$gN = rN \qquad \text{Expressão A.8}$$

$$g = r \qquad \text{Equação A.4}$$

Repare como nesta solução não existe um valor de N único. Em outras palavras, não existe um tamanho populacional determinado, para o qual o crescimento cessa. Ao invés disso, a condição para o crescimento nulo é que a taxa de migração (g) seja exatamente compensada pela taxa instantânea de crescimento (r). Não importa qual o tamanho da população, o crescimento cessará sempre que estas duas constantes forem iguais. Lembrando que a taxa de crescimento instantânea é a diferença entre as taxas de natalidade (b) e de mortalidade (d) instantâneas (veja Capítulo 1), temos:

$$b = g + d \qquad \text{Expressão A.9}$$

Em palavras, o crescimento cessará sempre que a taxa de natalidade for igual à soma da taxa de emigração com a taxa de mortalidade. Se b for maior que $g+d$, a população aumenta exponencialmente e se b for menor que $g+d$, a população diminuirá exponencialmente.

ANALISANDO A ESTABILIDADE DO EQUILÍBRIO

Já definimos as soluções de equilíbrio para os nossos modelos, mas ainda resta um passo adicional importante. Precisamos analisar a estabilidade dos equilíbrios. Como foi explicado no livro, a estabilidade de um ponto de equilíbrio pode ser de três tipos diferentes: estável, instável e neutralmente estável.

Para entender a idéia da estabilidade, imagine uma população no equilíbrio, onde se cancelam todas as forças positivas ou negativas que afetam a população. Agora, imagine que você perturba a população com a adição ou a remoção de

indivíduos. O que sucede agora que a população já não está em equilíbrio? Se ela regressar ao tamanho populacional original, o ponto de equilíbrio seria estável. Por outro lado, se a população continuar a se afastar do seu tamanho inicial, o ponto de equilíbrio seria instável. Finalmente, se a população permanecer em repouso no seu novo tamanho, então o ponto de equilíbrio seria neutralmente estável.

Tecnicamente, esta análise se baseia na idéia de estabilidade local, porque estamos apenas analisando perturbações que deslocam a população para uma pequena distância do ponto de equilíbrio. Se a população for perturbada mais violentamente, ela não regressará necessariamente a um ponto de equilíbrio estável. Se a perturbação deslocar a população para as imediações de um novo ponto de equilíbrio, que também seja estável, a população pode acabar se deslocando para esse novo equilíbrio.

Como testar matematicamente a estabilidade do equilíbrio? A via mais simples é a de resolver as equações em relação ao ponto de equilíbrio, como fizemos acima. Em seguida, colocamos o tamanho da população um pouco acima do equilíbrio e utilizamos esse valor de N para resolver a equação de crescimento. A taxa de crescimento populacional será positiva quando a população está ligeiramente acima do equilíbrio? Se sim, a população continuará se afastando do ponto de equilíbrio, que será conseqüentemente instável. Por outro lado, se a taxa de crescimento for negativa quando a população está um pouco acima do equilíbrio, o ponto de equilíbrio provavelmente será estável. Finalmente, se a taxa de crescimento continuar a ser zero, depois da população ser deslocada ligeiramente acima do equilíbrio, temos um equilíbrio neutro. É aconselhável repetir o procedimento com um valor de N ligeiramente abaixo do tamanho populacional de equilíbrio, para ver se o comportamento do modelo é consistente. Neste caso, a população deveria aumentar em direção a um equilíbrio estável, diminuir se afastando de um equilíbrio instável e permanecer constante ($dN/dt=0$) no caso de um equilíbrio neutro.

Para equações de crescimento simples, também podemos analisar a estabilidade graficamente. Para isso, tomamos da equação os elementos de crescimento positivos e negativos e dividimos cada um deles por N, de tal forma que eles apareçam como taxas per capita (por indivíduo). Em seguida, representamos estas duas equações num gráfico com o tamanho da população (N) no eixo x e os elementos de crescimento per capita no eixo y. Se as duas curvas não se cruzarem não existe equilíbrio, porque não existe nenhum valor de N para o qual as taxas de natalidade e de mortalidade per capita se igualam. Se as curvas se interceptarem numa área do gráfico onde o tamanho populacional é maior ou igual a zero, a interseção constitui uma solução de equilíbrio para a equação. O ponto do eixo x exatamente abaixo do ponto de interseção representa o tamanho populacional de equilíbrio. Se houver mais do que uma interseção, então há mais do que um ponto de equilíbrio. Se as duas curvas forem completamente idênticas, então todos os tamanhos populacionais serão pontos de equilíbrio.

É sempre bom confirmar se a interseção das linhas representa um equilíbrio, resolvendo algebricamente a equação de crescimento igualada a zero. Em seguida, examinamos as curvas de natalidade e mortalidade para populações ligeiramente deslocadas do equilíbrio. Se a curva de natalidade fica acima da curva de mortalidade, então, nesse tamanho populacional, a população aumenta. Se a curva de natalidade ficar abaixo da curva de mortalidade, a população diminui. Podemos representar esses aumentos ou diminuições com setas horizontais no gráfico, onde a origem de cada seta é colocada logo à esquerda ou à direita de cada ponto de equilíbrio. Este gráfico revelará claramente se o ponto de equilíbrio é localmente estável ou instável. Recorde que se a população não aumenta nem diminui depois de ser afastada do equilíbrio, então o ponto de equilíbrio é neutralmente estável. Isto sucederá no caso das curvas de natalidade e mortalidade serem iguais, porque um pequeno deslocamento para a direita ou para a esquerda do equilíbrio levará a população para outro equilíbrio.

A Figura 2.1 mostra um exemplo desta análise, ilustrando os valores de natalidade e mortalidade per capita do modelo de crescimento logístico em função do tamanho da população. No modelo logístico, a taxa de natalidade per capita diminui e a taxa de mortalidade per capita aumenta com o aumento da população. Estas duas curvas se interceptam num ponto de equilíbrio.

Como foi explicado no Capítulo 2, este ponto de equilíbrio corresponde à capacidade de suporte, K, do ambiente. K é um ponto de equilíbrio estável. Quando o tamanho da população é inferior a K, a taxa de natalidade per capita excede a taxa de mortalidade per capita, e a população aumenta. Acima de K, a taxa de mortalidade excede a taxa de natalidade, e a população diminui em direção a K.

Agora analisemos a Equação A.2, na qual existe uma taxa per capita constante de emigração para fora da população ($dN / dt = rN - gN$). Neste caso, a solução de equilíbrio é $r = g$ (Equação A.4). Para analisar a estabilidade do equilíbrio, representamos, em função do tamanho da população, aqueles elementos per capita da equação que levam a aumentos ou diminuições da população. O termo de crescimento nesta equação é rN, mas ao representá-lo num valor per capita obtemos $rN/N=r$. De forma semelhante, o termo de emigração é representado por g, como um valor per capita. Se r e g não forem iguais, o gráfico consistirá em duas linhas paralelas que nunca se cruzam (Figura A.2). Se r for maior que g, a população estará crescendo exponencialmente, e se r for menor que g, a população estará diminuindo exponencialmente. Em ambos os casos, a população não atinge um equilíbrio.

Todavia, se r for igual a g, as duas linhas serão idênticas e representarão um equilíbrio neutro. Neste caso, qualquer que seja o tamanho populacional escolhido, a condição $r = g$ será cumprida. Se a população for deslocada para cima ou para baixo do equilíbrio, o novo tamanho populacional também corresponderá a um ponto onde r é igual a g, e assim sendo, não haverá crescimento populacional. Assim, temos um equilíbrio neutro.

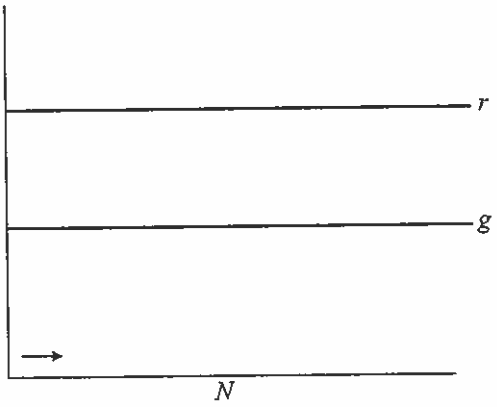


Figura A.2 A taxa intrínseca de crescimento (r) e a taxa proporcional de emigração (g) representadas em função do tamanho da população (N). Como estas duas curvas nunca se cruzam, não existe um tamanho populacional para o qual estas duas forças se cancelem e como tal, não existe um tamanho populacional de equilíbrio no qual $dN/dt=0$.

Para um exemplo mais complexo, vamos analisar agora o equilíbrio da equação A.1. Neste modelo, existe crescimento exponencial (rN) e os indivíduos estão saindo da população a uma taxa constante c. A solução de equilíbrio é o tamanho populacional $N=c/r$ (Equação A.3).

Para analisar a estabilidade deste equilíbrio, primeiro represente as duas componentes do crescimento com valores per capita em função de N. Como antes, a representação do termo de crescimento rN em valores per capita significa representar $rN/N=r$ no gráfico.

Você pode ter pensado em também representar a taxa de emigração c, como uma linha reta, mas isto seria incorreto. Lembre que cada termo deve ser representado com valores per capita, ou por indivíduo. Isto significa que você deve representar c/N em função de N, que é o gráfico de uma hipérbole.

Há dois casos a considerar. O primeiro é quando a taxa instantânea de crescimento (r) é inferior a zero. Neste caso, as duas linhas não se interceptam e não existe equilíbrio.* Isto faz sentido intuitivamente. Se a população está diminuin-

* Técnicamente, existe um ponto de equilíbrio correspondente a $N = 0$, o que acontece com quase todos os modelos de crescimento populacional. O ponto de equilíbrio zero pode ser estável ou instável, dependendo de uma população pequena apresentar tendência para diminuir ou para crescer. Segundo a explicação do apêndice, o ponto de equilíbrio zero para a Equação A.1 é estável. Alguns modelos populacionais chegam mesmo a gerar equilíbrios com tamanhos populacionais negativos. Estes equilíbrios podem ter relevância para os matemáticos, mas não para os ecólogos.

do exponencialmente, a perda adicional de emigrantes a uma taxa constante não levará a um equilíbrio e a população diminuirá até ao zero.

No entanto, se a taxa intrínseca de crescimento for positiva, a linha reta do r ficará acima do eixo x e interceptará a curva hiperbólica de c/N no valor c/r, estabelecendo um ponto de equilíbrio (Figura A.3). Este equilíbrio é estável? À esquerda da interseção, a curva c/N fica acima da linha r, por isso a população aumenta. À direita da interseção, as posições se invertem e a população diminui. Em outras palavras, qualquer deslocamento para fora do equilíbrio leva a população para ainda mais longe da interseção. Assim, a população tem um ponto de equilíbrio instável. Se a população diminuir, mesmo que ligeiramente abaixo do equilíbrio, a emigração vencerá o crescimento e a população diminuirá em direção ao zero. Se a população for deslocada para cima do equilíbrio, ela começará a aumentar.

Assim, o movimento de indivíduos a uma taxa de emigração constante, saindo de uma população em crescimento exponencial (r positivo) resulta em um equilíbrio instável. Este equilíbrio instável também representa um tamanho mínimo viável, porque se a população descer abaixo do equilíbrio, ela continuará diminuindo até desaparecer.

Estas análises ilustram métodos gráficos e numéricos que podem ser usados para achar o equilíbrio e para analisar a sua estabilidade em modelos simples de

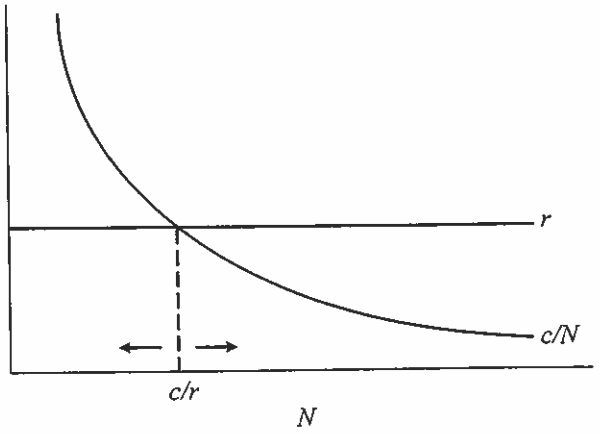


Figura A.3 Taxa intrínseca de crescimento (r) e taxa constante de emigração, representadas em função do tamanho da população (N). Como as curvas estão representadas em valores per capita, a taxa de emigração aparece como c/N. As duas curvas se interceptam no ponto de equilíbrio $N=c/r$. Como a taxa de crescimento é positiva à direita da interseção e negativa à esquerda da interseção, o equilíbrio é instável.

crescimento populacional. Estas análises também mostram porque é importante enunciar claramente as condições do modelo. A escolha de modelar a emigração como uma taxa constante (c), ou como uma constante per capita (g) tem uma grande influência nas previsões do modelo. Para um exemplo de um modelo de crescimento populacional com mais de um ponto de equilíbrio – um estável e outro instável – consulte o Problema 2.3.

Em modelos que incluem duas ou mais espécies em interação (Capítulos 5 e 6), a estratégia utilizada aqui não funciona, porque o tamanho populacional de equilíbrio para uma espécie dependerá do tamanho populacional das outras espécies e vice-versa. Nestes casos, normalmente pode-se analisar os estados de equilíbrio por meio de um gráfico de espaço de fase. O espaço de fase representa as isoclinas de duas espécies num gráfico onde as abundâncias das espécies formam os eixos x e y. O Capítulo 5 descreve os detalhes do método. Estas soluções gráficas são apropriadas para modelos simples com isoclinas lineares. No entanto, nos modelos não-lineares (e.g., algumas das variações do modelo no Capítulo 6) nem sempre é possível inferir a dinâmica a partir de um gráfico de espaço de fase. Estes casos requerem ferramentas matemáticas mais complexas; Roughgarden (1998) apresenta uma boa introdução a esses métodos. Também existem alguns programas de computador, como o *Mathematica* ou o *Matlab*, que resolvem equações numericamente e analisam a sua estabilidade.

A INTEGRAL: PROJETANDO O CRESCIMENTO DA POPULAÇÃO

Vamos rever o que fizemos até agora. Primeiro, modelamos o crescimento da população descrevendo matematicamente os componentes que determinam a taxa de crescimento populacional dN/dt. Em seguida, igualamos esta equação de crescimento a zero e resolvemos para achar o(s) ponto(s) de equilíbrio. Finalmente, usamos análises gráficas e numéricas simples para determinar se o equilíbrio era estável, instável ou neutro.

Os capítulos deste livro seguem uma estratégia semelhante para análise de diversos tipos de modelos populacionais. Embora o texto apresente equações diferenciais do crescimento populacional e algumas manipulações algébricas para resolve-las, não se chega realmente a utilizar cálculo!

E então, existe alguma necessidade de cálculo na modelagem do crescimento populacional? Lembre o objetivo original apresentado no início deste apêndice: derivar uma função que permita prever o tamanho de uma população no tempo t. Em vez disso, o que fizemos foi derivar uma equação que nos dá a taxa de crescimento populacional (dN/dt) num determinado tempo ou determinado tamanho da população.

Como a integração é a operação inversa da derivação, a integral de uma equação de crescimento vai prever o tamanho da população. Assim, as regras da integração podem ser aplicadas às equações de crescimento para convertê-las numa forma que poderá ser usada em previsões ou prognósticos do tamanho

populacional. Por exemplo, veja os passos da integração da equação de crescimento exponencial $dN/dt = rN$:

$$dN_t / dt = rN_t \qquad \text{Equação 1.1}$$

$$dN_t = rN_t\, dt \qquad \text{Expressão A.10}$$

$$dN_t / N_t = rdt \qquad \text{Expressão A.11}$$

Segundo as regras de cálculo, a derivada $d\ln(x)/dx = 1/x$, de tal forma que $dx/x = d\ln(x)$. E então:

$$d\ln(N_t) = rdt \qquad \text{Expressão A.12}$$

Integrando ambos os lados, obtemos:

$$\ln N_t - \ln N_0 = rt - rt_0 \qquad \text{Expressão A.13}$$

E rearranjando os termos:

$$\ln(N_t/N_0) = r(t-t_0) \qquad \text{Expressão A.14}$$

$$N_t/N_0 = e^{r(t-t_0)} \qquad \text{Expressão A.15}$$

$$N_t = N_0 e^{r(t-t_0)} \qquad \text{Expressão A.16}$$

Substituindo $t_0 = 0$ obtemos:

$$N_t = N_0 e^{rt} \qquad \text{Equação 1.2}$$

Matematicamente, as duas equações dizem a mesma coisa, mas uma delas dá um resultado em termos de taxa de crescimento populacional (Equação 1.1) e a outra dá um resultado em termos de tamanho populacional (Equação 1.2).

Outra situação em que as regras do cálculo são úteis é a conversão de equações discretas para equações contínuas. Por exemplo, a Equação 1.5 enuncia a relação entre λ, a taxa de incremento finita, e r, a taxa de crescimento instantânea:

$$e^r = \lambda \qquad \text{Equação 1.5}$$

A derivação se baseia em que, à medida que n se aproxima do infinito:

$$\left(1 + \frac{x}{n}\right)^{\frac{n}{x}} \rightarrow e \qquad \text{Expressão A.17}$$

A base e é uma constante ($e \approx 2{,}718$) nomeada em homenagem ao matemático Suíço, Leonhard Euler (1707-1783), que também contribuiu para a ecologia com a equação de Euler (Equação 3.13). Como foi explicado no Capítulo 1, o fator de crescimento discreto r_d é equivalente à taxa de crescimento instantânea r, quando o intervalo de tempo é infinitamente pequeno. Lembre também, que a taxa de crescimento finita $\lambda=(1+r_d)$. Tomando $r=x/n$, temos:

$$e=(1+r)^{\frac{1}{r}} \qquad \text{Expressão A.18}$$

$$e=(\lambda)^{\frac{1}{r}} \qquad \text{Expressão A.19}$$

Elevando ambos os lados à potencia de r obtemos:

$$e^r=\lambda \qquad \text{Equação 1.5}$$

Em conclusão, um bom conhecimento de cálculo facilitará o entendimento dos modelos de crescimento populacional, mas não é necessário para entender o funcionamento dos modelos básicos descritos neste livro. À medida que tentamos construir modelos ecológicos mais realistas, aumenta a tendência para escrever equações tão complexas que só podem ser resolvidas numericamente. Embora os modelos básicos possam usar pressupostos irrealistas, as suas previsões são simples e podem ser testadas empiricamente. As equações analisadas neste livro constituem o alicerce da ecologia de populações e comunidades moderna – você deve procurar atingir um entendimento sólido de como elas funcionam.

Glossário

Números entre colchetes indicam capítulos.
Itálico entre parênteses indica o termo em inglês.

α Veja coeficiente de competição. [5] Veja eficiência de captura. [6]
αV Veja resposta funcional. [6]
β Veja coeficiente de competição. [5] Veja eficiência de conversão. [6]
βV Veja resposta numérica. [6]
λ Veja taxa de incremento finita. [1]
λ_s Veja taxa de imigração. [4]
μ_s Veja taxa de extinção. [4]
σ_x^2 Veja variância. [4]
σ_n^2 Veja variância do tamanho da população. [1]
σ_r^2 Veja variância do *r*. [1]
1-*N*/*K* Veja porção não utilizada da capacidade de suporte. [2]

A Veja matriz de transição. [3, 8]

alelopatia (*allelopathy*) Competição por interferência química entre plantas, efetuada pela libertação de compostos químicos tóxicos, e freqüentemente aromáticos, no solo. [5]

amostragem com reposição Modelo estatístico no qual as unidades de amostragem são repostas após serem consecutivamente retiradas de um universo amostral definido. Rolar um dado cinco vezes seguidas é um exemplo de um modelo de amostragem com reposição. Em cada evento, a probabilidade de obter um seis é a mesma que em outro. Se um seis aparece da primeira vez, ele pode também aparecer em qualquer uma das outras quatro. [9]

amostragem sem reposição Modelo estatístico no qual as unidades de amostragem não são repostas após serem consecutivamente retiradas de um universo amostral definido. Uma mão de Pôquer jogada com um baralho de 52 cartas é um exemplo de amostragem sem reposição, porque as cartas são tomadas consecutivamente e não são repostas depois disto. Se o universo amostral é

grande, amostragem com ou sem reposição trazem resultados quase idênticos. Se o universo amostral é pequeno, estes dois modelos podem gerar resultados algo diferentes. [9]

amostragem com reposição Modelo estatístico no qual as unidades de amostragem são repostas [9]

amostragem sem reposição [9]

amplitude (*amplitude*) Num ciclo populacional, a amplitude é a diferença entre o tamanho populacional máximo e tamanho populacional intermediário. A amplitude é expressa em número de indivíduos. [2]

anual (*annual*) Planta que vive durante apenas uma estação. [3]

área relativa (x_i) (*proportional area*) Área relativa de uma ilha, obtida pela divisão da área da ilha pela soma das áreas de todas as ilhas no arquipélago. No modelo de amostragem passiva, a área relativa da ilha é igual à probabilidade de um propágulo distribuído ao acaso acertar nessa ilha em particular. [7]

autômato celular (*cellular automata*) Modelo matemático onde um conjunto de manchas é representado por uma quadrícula e onde as regras de transição para uma mancha dependem do estado das manchas circundantes. [8]

B Veja taxa de natalidade. [1]

b Veja taxa de natalidade instantânea. [1]

b(x) Veja plano de fecundidade. [3]

banco de sementes (*seed bank*) Uma acumulação no solo de sementes de longa vida que têm o potencial para germinar muitos anos após terem sido depositadas. Um banco de sementes pode complicar a dinâmica de uma população introduzindo um retardo no crescimento populacional. [1]

c(x) Veja distribuição etária estável. [3]

caos (*chaos*) Padrão especial de flutuação temporal imprevisível no tamanho de uma população. Este padrão resulta de um modelo inteiramente determinístico. As flutuações caóticas são geradas por modelos discretos de crescimento populacional com forte denso-dependência e alta taxa intrínseca de crescimento. Embora as populações caóticas sejam muito sensíveis às condições iniciais, a dinâmica caótica não é causada por variações aleatórias no ambiente. [2]

capacidade de suporte (*K*) (*carrying capacity*) Número máximo de indivíduos suportável numa população crescendo de acordo com a equação de crescimento populacional logístico. Este limite reflete a disponibilidade de espaço, alimentos, e outros recursos. A capacidade de suporte é expressa em número de indivíduos. [2]

censo pós-reprodutivo (*post-breeding census*) Um censo de uma população que é realizado a cada ano (ou intervalo de tempo) logo após a reprodução de todos os indivíduos. [3]

chuva de propágulos (*propagule rain*) Modelo de metapopulação no qual a probabilidade de colonização não é afetada pela proporção de lugares ocupados na metapopulação. A chuva de propágulos pode ocorrer quando existe uma

grande fonte de colonizadores externa, ou até um banco de sementes de longa vida que atua como uma fonte constante de propágulos.

ciclo limite estável (*stable limit cycle*) Um ciclo populacional que é estável. Em outras palavras, se a população for perturbada, ela retornará ao mesmo padrão cíclico, com a mesma amplitude e período. Um ciclo limite estável não é um só ponto de equilíbrio, no entanto, ele representa um equilíbrio estável porque a população sempre regressa ao ciclo após uma pequena perturbação. [2]

classe etária (*age class*) Indivíduos de idades compreendidas por um determinado intervalo são colocados numa classe etária comum. O conjunto de indivíduos da classe etária i inclui os indivíduos de idades entre $i - 1$ e i. Assim, a classe etária 1inclui desde os indivíduos recém-nascidos até aqueles que estão quase completando o seu primeiro ano de vida. A contagem das classes etárias começa em 1, enquanto as idades começam em 0. A classe etária de um indivíduo é indicada por um algarismo em índice. Por exemplo, f_6 representa os indivíduos da sexta classe etária. [3]

coeficiente de competição (α) (*competition coefficient*) No modelo de competição de Lotka-Volterra, α é o efeito per capita da espécie 2 sobre o crescimento populacional da espécie 1, medido relativamente ao efeito da espécie 1 sobre ela própria. Sendo uma constante escalar, α é um número adimensional, sem unidades. [5]

coeficiente de competição (β) (*competition coefficient*) No modelo de competição de Lotka-Volterra, β é o efeito per capita da espécie 1 sobre o crescimento populacional da espécie 2, medido relativamente ao efeito da espécie 2 sobre ela própria. Sendo uma constante escalar, β é um número adimensional, sem unidades. [5]

colonização interna (*internal colonization*) Uma metapopulação onde os propágulos provêm somente de lugares ocupados. Neste caso, se acontecer uma extinção regional a colonização cessa porque não existe uma fonte externa de propágulos. [4]

competição interespecífica (*interspecific competition*) Competição por recursos limitantes entre indivíduos de espécies diferentes. [5]

competição intraespecífica (*intraspecific competition*) Competição por recursos limitantes entre indivíduos da mesma espécie. O modelo de crescimento logístico (Equação 2.1) incorpora a idéia de competição intra-específica. [5]

competição por exclusão (*pre-emptive competition*) Competição por espaço de fixação ou de enraizamento como um recurso limitante. A competição por exclusão é comum entre plantas, algas e invertebrados marinhos sésseis. [5]

competição por exploração (*exploitation competition*) Competição que ocorre quando duas espécies usam um recurso comum de disponibilidade limitada. [5]

competição por interferência (*interference competition*) Competição em que os indivíduos se comportam de uma forma que reduz a eficiência de exploração dos seus competidores. Alguns exemplos incluem a territorialidade, a interferência comportamental entre animais e a alelopatia entre plantas. [5]

compromissos (*tradeoffs*) Na teoria das histórias de vida, os compromissos ocorrem quando valores altos de um caracter estão associados a valores baixos de outro. Por exemplo, indivíduos que investem fortemente em reprodução no início da vida podem ter uma sobrevivência baixa no final. Os compromissos aparecem, em parte, porque os organismos dispõem de uma quantidade limitada de energia, que precisa ser distribuída entre as funções que promovem o crescimento, a sobrevivência e a reprodução. [3]

comunidade clímax (*climax community*) A comunidade clímax é a conclusão do modelo clássico de facilitação, uma comunidade diversa, que se auto-substitui e é relativamente estável. A comunidade clímax pode ser removida por uma perturbação, reiniciando-se a seqüência da sucessão. [8]

constante de meia-saturação (*D*) (*half-saturation constant*) Numa resposta funcional Tipo II ou Tipo III, *D* é abundância de vítimas à qual a taxa de alimentação do predador é metade da taxa máxima (*k*). As suas unidades são número de vítimas. [6]

coorte (*cohort*) Grupo de indivíduos de uma população que nasceram todos no mesmo tempo e foram seguidos até à morte. A análise de coortes nos permite medir diretamente as taxas de mortalidade de diferentes idades e construir o plano $l(x)$ da população. [3]

crescimento populacional contínuo (*continuous population growth*) Numa população em crescimento contínuo, os nascimentos e as mortes ocorrem continuamente, de tal forma que a trajetória da população se assemelha a uma curva perfeitamente suave. [1]

crescimento populacional exponencial (*exponential population growth*) Um modelo simples de crescimento populacional, onde a taxa de crescimento populacional (dN/dt) é o produto entre o tamanho populacional corrente (N) e a taxa de crescimento instantânea (r). Uma população em crescimento exponencial tem taxas de natalidade (b) e de mortalidade (d) per capita constantes e cresce como uma conta bancária de juro composto. O crescimento exponencial implica ausência de limite para o tamanho da população e uma taxa de crescimento populacional acelerada. Embora na natureza nenhuma população apresente crescimento populacional por muito tempo, todas as populações têm o potencial para aumentar exponencialmente, porque cada indivíduo pode deixar mais do que um descendente para a próxima geração. O modelo de crescimento exponencial é a base para a maioria dos nossos esforços de modelagem em ecologia de populações e de comunidades. [1]

curva de sobrevivência Tipo I (*Type I survivorship curve*) Curva de sobrevivência onde as probabilidades de sobrevivência são relativamente altas para indivíduos novos e relativamente baixas para indivíduos velhos. A curva de sobrevivência Tipo I é típica dos mamíferos (incluindo humanos) que investem fortemente em cuidados parentais. [3]

curva de sobrevivência Tipo II (*Type II survivorship curve*) Curva de sobrevivência onde as probabilidades de sobrevivência são relativamente constantes

entre as idades. Poucas espécies apresentam uma verdadeira curva de Tipo II. Veja um exemplo no Problema 3.1. [3]

curva de sobrevivência Tipo III (*Type III survivorship curve*) Curva de sobrevivência onde as probabilidades de sobrevivência são relativamente baixas para indivíduos jovens e relativamente altas para indivíduos mais velhos. A curva de sobrevivência Tipo III é característica de muitas plantas e invertebrados que produzem grandes quantidades de descendentes, dentre os quais poucos sobrevivem. [3]

D Ver taxa de mortalidade. [1] Ver constante de meia-saturação. [6]

d Ver taxa de mortalidade instantânea. [1]

dN/dt Ver taxa de crescimento populacional. [1]

declive da relação espécies-área (*z*) (*species-area slope*) Se ajustarmos uma linha a um gráfico de log(espécies) por log(área), *z* será o seu declive. *z* também é o expoente da função de potência $S=cA^z$, onde S é o número de espécies, A é a área da ilha, e z e c são constantes ajustadas. [7]

densidade de espécies Número de espécies por unidade de amostra ou área. Ecologistas freqüentemente se referem à riqueza de espécies quando de fato estão se referindo a densidade de espécies. [9]

densidade total Número total de indivíduos (sem levar em conta sua espécie) por unidade de área. Densidade total é um importante determinante da densidade de espécies, por isso é tão importante usar a rarefação para analisar padrões de riqueza de espécies. [9]

distribuição etária estacionária (*stationary age distribution*) Uma distribuição etária estacionária é aquela em que permanecem constantes tanto os números absolutos, como os números relativos de indivíduos em cada classe etária. A distribuição etária estacionária é um caso particular da distribuição etária estável onde r, a taxa de crescimento instantânea, é igual a 0,0. [3]

distribuição etária estável ($c(x)$) (*stable age distribution*) A quantidade relativa de indivíduos representados em cada classe etária numa população em crescimento (ou diminuição) exponencial. A fórmula da distribuição etária estável é:

$$c(x)=\frac{e^{-rx}l(x)}{\sum_{x=0}^{k} e^{-rx}l(x)}$$

Quando uma população atinge a distribuição etária estável, estas proporções se mantêm constantes no tempo. Uma distribuição etária estável implica que a população está crescendo de acordo com planos de sobrevivência ($l(x)$) e de fecundidade ($b(x)$) fixos. [3]

doubleton Uma espécie que é representada por exatamente dois indivíduos em uma amostra de biodiversidade. [9]

efeito de Allee (*Allee effect*) Aumento da taxa de natalidade instantânea (b) ou diminuição da taxa de mortalidade instantânea (d) à medida que a população aumenta. Na maioria dos casos, quando a população aumenta as taxas de natalidade diminuem e as taxas de mortalidade aumentam. Estes efeitos negativos da superlotação são a expressão mais típica da denso-dependência nas populações. Em algumas situações, no entanto, o crescimento acaba sendo reforçado pelo aumento do tamanho da população. O crescimento populacional pode aumentar nos casos em que indivíduos em grupos conseguem caçar mais eficientemente, encontrar parceiro de acasalamento, e se defender mais eficazmente de predadores, parasitas e doenças. Perante um aumento do tamanho da população, todas estas atividades resultariam num aumento da taxa de crescimento populacional. Eventualmente, no entanto, se espera que apareçam os efeitos negativos da superpopulação, de tal forma que a taxa de crescimento populacional acabará por se inverter se a população continuar crescendo. Os efeitos de Allee podem levar modelos simples a exibir dinâmica complexa, como no caso de um tamanho populacional sustentável mínimo (veja Problema 2.3). O efeito de Allee recebeu esse nome em homenagem ao ecólogo Warder C. Allee (1885-1955), que popularizou esta idéia no seu influente livro de texto, *Principles of Animal Ecology* (Allee et al. 1949) [2]

efeito de alvo (*target effect*) Efeito da área da ilha sobre a taxa de imigração. No modelo original de equilíbrio, a área da ilha afeta apenas a taxa de extinção. No entanto, se as ilhas grandes interceptarem mais propágulos, elas terão tanto taxas de extinção mais baixas, como taxas de colonização mais altas que as ilhas pequenas. [7]

efeito de área (*area effect*) O número de espécies aumenta com a área da ilha. [7]

efeito de distância (*distance effect*) O número de espécies diminui com o isolamento ou com a distância relativamente a um reservatório fonte de espécies. [7]

efeito de resgate (*rescue effect*) Nos modelos de metapopulação, o efeito de resgate é a redução da probabilidade de extinção local com o aumento da proporção de locais ocupados. Quando há mais locais ocupados, também há mais imigrantes entrando em cada população local, e o impulso no número de indivíduos reduz a probabilidade de extinção local. No modelo de equilíbrio de biogeografia de ilhas, o efeito de resgate é a redução da taxa de extinção em ilhas próximas versus ilhas distantes. [4]

eficiência de captura (α) (*capture efficiency*) Efeito de um predador sobre a taxa de crescimento per capita da população de presas:

$$\left(\frac{1}{V}\frac{dV}{dt}\right)\left(\frac{1}{P}\right)$$

α se expressa nas unidades de vítimas / (vítima • tempo • predador). [6]

eficiência de conversão (β) (*conversion efficiency*) Medida da capacidade do predador para converter uma presa em crescimento populacional per capita adicional:

$$\left(\frac{1}{P}\frac{dP}{dt}\right)\left(\frac{1}{V}\right)$$

β expressa em unidades de predadores / (predador • tempo • vítima). [6]

emigração (*emigration*) Indivíduos abandonando uma população e se deslocando para outro lugar. A emigração e a morte são as duas formas possíveis de diminuição de uma população. [1]

equação de diferença discreta (*discrete difference equation*) Um modelo matemático onde o tempo é medido em intervalos discretos, em vez de contínuos. Na ecologia de populações, se usam equações de diferença discretas para modelar o tamanho populacional no próximo intervalo de tempo (N_{t+1}) em função do tamanho populacional no tempo presente (N_t). Se o intervalo de tempo for infinitamente pequeno, a equação de diferença discreta será equivalente a uma equação diferencial contínua. [1]

equação de Euler (*Euler equation*) Derivada originalmente pelo matemático Suíço *Leonhard Euler* (1707-1783), a equação de Euler dá uma solução exata para a taxa de crescimento instantânea (r) em termos dos planos de fecundidade ($b(x)$) e de sobrevivência ($l(x)$) da população. A equação de Euler é:

$$1 = \int_0^k e^{-rx} l(x)\, b(x)$$

O biólogo da evolução *Ronald A. Fisher* (1890-1962) usou a equação de Euler para derivar uma expressão do valor reprodutivo de indivíduos de diferentes idades. [3]

equação diferencial com retardo (*delay differential equation*) Uma equação diferencial contínua que inclui uma defasagem no tempo, de tal forma que o crescimento populacional presente depende do tamanho da população em algum momento passado. [2]

equação diferencial contínua (*continuous differential equation*) Idealização do crescimento populacional sob a forma de uma equação onde os intervalos de tempo entre medidas consecutivas da população são infinitamente pequenos. Representando o crescimento populacional sob a forma de uma equação diferencial contínua, podemos usar as regras do cálculo e a integração para resolver a equação. [1]

equação recursiva (*recursion equation*) Equação de crescimento discreta onde o resultado de um intervalo de tempo (N_{t+1}) constitui a entrada do próximo tempo (N_t). As equações recursivas podem sempre se resolver de forma itera-

tiva, introduzindo valores consecutivamente, até atingir o intervalo de tempo desejado. Para algumas equações recursivas, pode se encontrar uma solução matemática que produz N_t em um único passo. [1]

equilíbrio estável (*stable equilibrium*) Uma população está em equilíbrio estável se ela sempre retorna ao equilíbrio após uma pequena perturbação. Caso se adicione indivíduos à população em equilíbrio, ela diminuirá até voltar a atingir o ponto de equilíbrio. Caso se remova indivíduos, ela aumentará até atingir o ponto de equilíbrio. Para entender o equilíbrio estável com uma analogia física, imagine uma bolinha de gude dentro de uma tigela curva e lisa. Se a bolinha for deslocada em direção às bordas, ela sempre retorna ao fundo da tigela. [2]

equilíbrio instável (*unstable equilibrium*) Um equilíbrio para o qual não existe retorno após a perturbação da população. Num equilíbrio instável, se a população for perturbada ela não regressa ao seu ponto de equilíbrio. Ao invés disso, ela se deslocará para um equilíbrio diferente, mais estável. Uma analogia física é uma bolinha de gude parada no topo de uma tigela curva e lisa invertida. A qualquer pequeno deslocamento, a bolinha rolará pela tigela abaixo até parar numa outra posição mais estável. [2]

equilíbrio neutro (*neutral equilibrium*) Um equilíbrio que permanece inalterado até que o sistema é perturbado e levado a repousar em um novo equilíbrio. O modelo simples de predação de Lotka-Volterra (Equações 6.1 e 6.2) contém um exemplo de equilíbrio neutro. As populações de predador e de vítima descrevem ciclos populacionais cuja amplitude é determinada pelos tamanhos populacionais iniciais. Se as populações forem perturbadas e levadas a abandonar estes ciclos, elas passarão a descrever ciclos com uma nova amplitude, determinada pelas novas condições iniciais. A analogia física do equilíbrio neutro é uma bolinha de gude em repouso sobre uma superfície plana. Se a bolinha for deslocada, ela repousará em outro lugar e aí permanecerá até ser perturbada de novo. [4]

equitabilidade de espécies A distribuição de abundâncias relativas das espécies na amostra. Se a distribuição é perfeitamente equitativa, cada espécie tem uma abundância igual. Índices de diversidade tais como PEI quantificam o quanto a distribuição é equitativa. Todavia, todos índices de diversidade são influenciados tanto pelo número de espécies quanto por equitatibilidade. [9]

ergodicidade (*ergodicity*) Uma propriedade matemática de alguns modelos ecológicos. Um sistema se considera ergódico se eventualmente o seu comportamento pode se considerar independente do seu estado inicial. [8]

espaço de fase (*state-space graph*) O espaço de fase é um tipo de gráfico onde a abundância de duas espécies interatuantes são representadas nos eixos dos *xx* e dos *yy*. Assim, cada ponto no espaço de fase representa uma combinação de abundâncias e os pontos ao longo dos eixos representam combinações onde uma das espécies está ausente. O espaço de fase é usado para representar as

isoclinas das espécies em modelos de predação e de competição, ilustrando os pontos de equilíbrio e as trajetórias de cada espécie. [5]

espécie pioneira (*pioneer species*) São as primeiras espécies a aparecer num ambiente após uma perturbação. Normalmente, estas espécies têm uma série de caracteres de história de vida *r*-selecionados, que lhes permitem sobreviver nas condições físicas adversas que tipicamente se seguem a uma perturbação. [8]

estocasticidade ambiental (*environmental stochasticity*) Incerteza devida a variação nas condições ambientais. O ambiente pode ser modelado como uma série de anos imprevisivelmente bons ou maus para o crescimento da população. Num modelo de crescimento exponencial, esta incerteza se expressa na média e variância do r, a taxa de crescimento instantânea. Em um modelo de crescimento exponencial com estocasticidade demográfica, a população entra em risco de extinção se a variação do r for muito grande relativamente à média do r. Em contrapartida, no modelo determinístico, desde que o r seja maior que zero, a população nunca está em risco de extinção. [1]

estocasticidade demográfica (*demographic stochasticity*) Incerteza devida à seqüência de nascimentos e de mortes numa população. Mesmo num ambiente constante (sem variação no r), os eventos discretos de nascimento e morte podem provocar variações imprevisíveis no tamanho da população. A estocasticidade demográfica é análoga à deriva genética, onde as freqüências dos alelos numa população variam ao acaso. Em populações grandes, a estocasticidade demográfica não é importante porque, nesses casos, esta fonte de variação aleatória tende a se cancelar. Em populações pequenas, no entanto, a estocasticidade demográfica pode levar a um risco de extinção substancial, mesmo em modelos de crescimento exponencial onde a taxa de natalidade exceda a taxa de mortalidade. Em contraste, nos modelos deterministas de crescimento exponencial, as populações pequenas nunca estão em risco de extinção desde que o r seja maior que zero. [1]

extinção local (*local extinction*) Desaparecimento de uma única população em uma metapopulação. [4]

extinção regional (*regional extinction*) O desaparecimento de todas as populações locais de uma metapopulação. [4]

f Veja fração de lugares ocupados. [4]

F_i Veja fertilidade. [3]

fator de crescimento discreto (r_d) (*discrete growth factor*) É a proporção constante de aumento por intervalo de tempo num modelo de crescimento populacional exponencial discreto. As unidades são indivíduos / (indivíduo • tempo). Se o intervalo de tempo for infinitamente pequeno, então r_d será igual a r, a taxa de crescimento instantânea no modelo de crescimento exponencial contínuo. r_d também é igual a $\lambda - 1$, onde λ é a taxa de incremento finita. [1]

fertilidade (F_i) (*fertility*) Número de descendentes fêmeas produzidas por fêmeas da classe etária i. Os coeficientes de fertilidade são representados por

elementos na primeira linha da matriz de Leslie. Pode-se calcular a fertilidade como $F_i = b(i)P_i$. Desta forma, a fecundidade das fêmeas de idade i é descontada por P_i, ou seja, a sobrevivência ao longo da classe i. Este desconto é necessário porque, para que as fêmeas possam se reproduzir e ter os seus descendentes contados, elas precisam sobreviver o intervalo de tempo correspondente à classe etária. Esta fórmula se aplica apenas em populações modeladas com nascimentos em pulso e censos pós-reprodutivos. [3]

fração de lugares ocupados (f) (*fraction of sites occupied*) A fração de lugares ocupados é a proporção de lugares disponíveis que contêm populações. É um número que varia entre um mínimo de 0,0 (extinção regional) e um máximo de 1,0 (saturação da paisagem). [4]

G Veja tempo de geração. [3]

$g(x)$ Veja probabilidade de sobrevivência. [3]

gerações discretas (*non-overlapping generations*) Gerações de uma população onde os progenitores morrem antes dos seus descendentes nascerem. Normalmente, este tipo de população não tem estrutura etária e pode ser modelada com uma equação de diferença discreta. [1]

gráfico de ordem de abundâncias (*rank abundance graph*) Representação gráfica dos dados de biodiversidade. O eixo x do gráfico é a ordenação de espécies da mais abundante para a menos abundante. O eixo y é a abundância de cada espécie. Cada barra no gráfico representa uma espécie e a altura sua abundância. O gráfico de ordem de abundâncias pode também ser usado para representar dados nos quais cada espécie é medida em unidades de biomassa ou porcentagem de cobertura. [9]

h Veja tempo de manuseio.

homogeneidade (*homogeneity*) Propriedade matemática de alguns modelos de Markov. Uma matriz de transição é homogênea se os seus elementos não se alterarem ao longo do tempo. [8]

I Veja taxa de imigração. [4] Veja taxa de imigração máxima. [7]

idade (*age*) A idade de um indivíduo equivale ao tempo que passou desde o seu nascimento. Desse modo, considera-se que os recém-nascidos têm idade 0 e não 1. A idade de um indivíduo se representa com uma variável entre parênteses. Por exemplo, $f(6)$ representa indivíduos de idade 6. [3]

imigração (*immigration*) Indivíduos entrando numa população a partir de outro lugar. A imigração e o nascimento são as duas formas possíveis de aumento de uma população. [1]

independente da densidade (*density-independent*) Diz-se de processos populacionais que não são afetados pela densidade (ou tamanho) corrente da população. Quando as taxas instantâneas de natalidade e mortalidade (b e d) são independentes da densidade, uma população cresce exponencialmente porque

as taxas se manterão inalteradas não importa quão grande se torne a população. [2]

interações competitivas (*competitive interactions*) Interações onde as espécies têm um efeito negativo recíproco sobre as taxas de crescimento das suas populações, controlando mutuamente o tamanho populacional. [5]

intervalo de confiança de 95% Para uma variável aleatória, o intervalo de confiança de 95% incluiria 95% dos valores gerados em uma série de amostras ao acaso. Falando tecnicamente, 95% do tempo, um intervalo contruído desta forma iria conter a expectativa verdadeira, ou média, da distribuição. [9]

iteróparo (*iteroparous*) Organismos iteróparos são aqueles que se reproduzem em mais do que uma idade ao longo da sua história de vida. O plano de fecundidade de um organismo iteróparo sempre inclui duas ou mais entradas não nulas para as idades reprodutivas. [3]

K Veja capacidade de suporte. [2]

k Veja taxa de alimentação máxima. [6]

$l(x)$ Veja plano de sobrevivência. [3]

matriz de Leslie (*Leslie matrix*) Representação matricial dos parâmetros de natalidade e mortalidade de um modelo de crescimento populacional com estrutura etária. Os elementos da primeira linha da matriz representam as fertilidades de cada classe etária e a subdiagonal representa as probabilidades de sobrevivência de uma classe etária para a próxima. A matriz de Leslie foi desenvolvida pelo ecólogo de populações *Patrick H. Leslie*. [3]

matriz de transição (*transition matrix*) Matriz quadrada de dimensões $n \times n$ onde os elementos P_{ij} indicam a probabilidade de uma transição do estado j para o estado i em um único intervalo de tempo. Em modelos de sucessão, estas probabilidades descrevem transições entre estados da comunidade, enquanto nos modelos demográficos com estrutura etária, elas representam transições entre diferentes idades ou fases do ciclo de vida. Nos modelos demográficos, os elementos da matriz de transição podem ser maiores do que 1,0 se representarem transições reprodutivas. Nos restantes casos, os elementos da matriz variam entre 0,0 e 1,0. [3, 8]

média ($\bar{x}$) (*mean*) A média aritmética é uma medida da tendência central de uma distribuição ou série de valores. Calcula-se como $\Sigma x/n$, onde n é o tamanho amostral. Em outras palavras, os valores são todos somados e finalmente divididos pelo número de observações na amostra. A média é a medida de tendência central mais intuitiva, mas não é, de forma alguma, a única. Entre as outras medidas temos a mediana (o ponto intermédio numa série de observações ordenadas) e a moda (o valor mais comum da amostra). Podemos também calcular outras médias, como a média geométrica, ou a média harmônica.

Estas duas últimas medidas são úteis em algumas análises ecológicas, porque elas refletem a natureza multiplicativa do crescimento populacional. [1]

média do tamanho da população ($\bar{N}$) (*mean population size*) Tendência central para o tamanho da população. Num modelo estocástico de crescimento, a média do tamanho da população é o N médio gerado por várias execuções do modelo. [1]

metapopulação (*metapopulation*) Um grupo de várias populações locais, interligadas pela emigração e imigração. O movimento de indivíduos entre populações afeta a dinâmica local, de tal forma que o crescimento e persistência das manchas individuais de uma metapopulação difere do que seria o crescimento e persistência de uma população isolada. [4]

modelo de amostragem passiva (*passive sampling model*) Modelo estatístico da relação espécies-área que não leva em conta a diversidade de habitat nem a extinção e ilhas pequenas. O modelo trata as ilhas como alvos passivos que diferem com respeito à área e assume que as espécies se distribuem aleatoriamente através do arquipélago. Este modelo pode gerar a curva espécies-área esperada, sem levar em conta a atuação de forças biológicas. [7,9]

modelo de crescimento logístico (*logistic growth model*) Modelo de crescimento populacional que incorpora os conceitos de limitação de recursos e denso-dependência nas taxas de natalidade e/ou mortalidade instantâneas. O modelo de crescimento logístico foi introduzido pelo ecólogo *Pierre F. Verhulst* (1804-1849). Ele gera uma curva em forma de S típica, onde a taxa de crescimento populacional acelera inicialmente e depois desacelera. A população acaba atingindo uma capacidade de suporte constante, K, que reflete a disponibilidade de recursos no ambiente. Se a população começar acima da sua capacidade de suporte, então ela diminui de tamanho, até atingir o K. Pode-se derivar o modelo de crescimento exponencial como um caso particular do modelo de crescimento logístico, onde as taxas de natalidade e de mortalidade são ambas independentes da densidade. A fórmula para o crescimento populacional logístico é $dN/dt = rN(1\text{-}N/k)$. [2]

modelo de equilíbrio da biogeografia de ilhas (*equilibrium model of island biogeography*) Desenvolvido por *Robert H. MacArthur* (1930-1972) e *Edward O. Wilson* (n. 1929), o modelo descreve a riqueza de espécies em ilhas como um equilíbrio entre a contínua colonização por novas espécies e extinção de espécies residentes nas ilhas. [7]

modelo de facilitação (*facilitation model*) Modelo de sucessão onde cada grupo de espécies que entra numa mancha altera o ambiente de uma forma que facilita a entrada de sucessivos conjuntos de espécies. A conclusão do modelo clássico de facilitação é uma comunidade clímax que se auto-substitui. [8]

modelo de indivíduos (*individual-based model*) Modelo ecológico em que se utiliza um computador para simular o nascimento, crescimento, dispersão e morte de indivíduos numa população. Estes modelos são realistas, mas de computação pesada. [8]

modelo de inibição (*inhibition model*) Modelo de sucessão onde cada comunidade ou espécie que ocupa um determinado espaço inibe a entrada de outras espécies no agregado. A sucessão só ocorre quando uma perturbação elimina as espécies residentes, permitindo a entrada de novas espécies no local. [8]

modelo de Markov (*Markov model*) Modelo matricial de sucessão ou de crescimento populacional em que uma matriz é seqüencialmente multiplicada por um vetor para produzir alterações nos estados de uma população ou comunidade. [3, 8]

modelo de Markov de primeira ordem (*first-order Markov model*) Um modelo de Markov onde os elementos de transição dependem apenas do estado presente do agregado de espécies. Veja também homogeneidade. [8]

modelo de Markov de segunda ordem (*second-order Markov model*) Um modelo de Markov onde os elementos de transição dependem do estado presente do agregado de espécies e do estado no intervalo de tempo anterior. Estes modelos incorporam aspetos da seqüência histórica do desenvolvimento de uma comunidade. [8]

modelo de nascimentos em fluxo (*birth-flow model*) Modelo com estrutura etária onde os nascimentos ocorrem continuamente ao longo do intervalo correspondente a uma determinada classe etária, por oposição ao modelo de nascimentos em pulso. [3]

modelo de nascimentos em pulso (*birth-pulse model*) Modelo com estrutura etária onde os nascimentos ocorrem num pulso, ou concentrados, como se os indivíduos dessem origem a todos os seus descendentes no dia em que entram numa nova classe etária. [3]

modelo de tolerância (*tolerance model*) Modelo de sucessão em que as espécies não inibem nem facilitam a entrada de outras espécies na comunidade. O modelo de tolerância pode servir como uma espécie de hipótese nula para testar os modelos de inibição e de facilitação. [8]

modelo denso-dependente (*density-dependent model*) Modelo onde no qual as taxas de natalidade e de mortalidade instantâneas (b e d) são influenciadas pela densidade (ou tamanho) da população. Tipicamente, estes modelos incorporam a idéia de que a sobre-população leva a uma diminuição da natalidade e a um aumento da mortalidade, funcionando como um freio para o crescimento populacional. [1]

modelo determinístico (*deterministic model*) Um modelo onde os parâmetros são constantes, isto é, não variam com o tempo de forma imprevisível. Num modelo determinístico não existe um elemento de aleatoriedade ou incerteza nos cálculos. Se as condições iniciais não forem alteradas, um modelo determinístico produzirá sempre o mesmo resultado. [1]

modelo estocástico (*stochastic model*) Um modelo em que alguns dos parâmetros variam imprevisivelmente com o tempo. Os modelos estocásticos refletem a aleatoriedade de certos fenômenos naturais, ou fenômenos dinâmicos que são complicados demais para ser modelados diretamente. Num modelo

estocástico, a trajetória da população reflete um elemento de aleatoriedade ou incerteza. Conseqüentemente, se o modelo for executado duas vezes com as mesmas condições iniciais, ele levará a resultados ligeiramente diferentes. Embora cada execução de um modelo estocástico seja única, quando o modelo é executado várias vezes, existem valores esperados para a média e variância da previsão do tamanho da população. [1]

modelo ilha-continente (*island-mainland model*) Modelo de metapopulação onde as extinções locais são independentes umas das outras e a colonização ocorre por uma chuva de propágulos. Ao nível da comunidade, este modelo é equivalente ao modelo de equilíbrio da biogeografia de ilhas. [4]

modelo semi-Markov (*semi-Markov model*) Um modelo de Markov onde as probabilidades de transição dependem da quantidade de tempo em que uma mancha permaneceu num determinado estado. Estes modelos descrevem espécies com uma variedade de histórias de vida e tempos de persistência. [8]

monocárpica (*monocarpic*) Uma planta que se reproduz apenas em um estado. Veja semélpara. [3]

N Veja tamanho da população. [1]

$\bar{N}$ Veja média do tamanho da população. [1]

n/t Veja taxa de alimentação. [6]

número adimensional (*dimensionless number*) Uma constante que representa a razão de duas grandezas. Como as unidades das duas grandezas são idênticas, elas se cancelam, de forma que a razão não tem unidades associadas. Exemplos incluem a taxa finita de crescimento (λ) que é uma razão entre dois tamanhos populacionais consecutivos numa população em crescimento exponencial, e o valor reprodutivo ($v(x)$), que é uma razão entre a futura produção de descendentes esperada para indivíduos de idade x e o número de indivíduos de idade x. [1]

oscilações amortecidas (*damped oscillations*) Oscilações em que o período das flutuações se vai tornando menor com o tempo. As oscilações amortecidas convergem num ponto de equilíbrio estável. [2]

P Veja reservatório fonte. [7]

P_e Veja probabilidade de extinção local. [4]

P_i Veja probabilidade de colonização local. [4]

P_i Veja probabilidade de sobrevivência. [3]

P_n Veja probabilidade de persistência. [4]

P_x Veja probabilidade de persistência regional. [4]

paradoxo do enriquecimento (*paradox of enrichment*) Interação predador-presa onde um aumento da capacidade de suporte da população da vítima desestabiliza a coexistência com o predador. [6]

parâmetro Malthusiano (*Malthusian parameter*) Veja taxa de crescimento instantânea. O termo se refere ao reverendo *Thomas R. Malthus* (1766-1834). O

famoso "*Essay on the Principle of Population*" de Malthus discute as implicações do crescimento exponencial nas populações humanas. [1]

PEI (probabilidade de um encontro interespecífico) A probabilidade que dois indivíduos escolhidos ao acaso em um conjunto de dados de biodiversidade representem duas espécies diferentes. PEI é uma medida útil de equitabilidade espécies; ela também mede a inclinação da base da curva de rarefação. [9]

per capita (*per capita*) Por indivíduo. As taxas per capita se obtêm dividindo uma quantidade pelo número de indivíduos na população (N), ou, de forma equivalente, multiplicando por $1/N$. [1]

perene (*perennial*) Uma planta que vive por duas ou mais estações. [3]

período (*period*) O período de um ciclo populacional é o tempo necessário para a população completar um ciclo completo e retornar ao seu tamanho inicial. O período de um ciclo se mede em unidades de tempo. [2]

PIG Veja predação intraguilda. [5]

plano de fecundidade ($b(x)$) (*fecundity schedule*) O plano de fecundidade revela o número médio de descendentes nascidos por fêmea de idade x por unidade de tempo. As fecundidades são sempre representadas por números reais não-negativos. As fecundidades de algumas idades podem ser zero se as fêmeas correspondentes forem pré- ou pós-reprodutivas. [3]

plano de sobrevivência ($l(x)$) (*survivorship schedule*) O plano de sobrevivência revela a probabilidade de um indivíduo sobreviver desde o nascimento até ao começo da idade x. Por definição, a sobrevivência dos recém-nascidos é de 100%, por isso $l(0)$ é sempre igual a 1,0 e a sobrevivência da última classe etária é sempre 0,0. Entre estes dois extremos, a sobrevivência diminui (ou permanece igual) entre classes etárias consecutivas. [3]

policárpica (*polycarpic*) Uma planta que se reproduz em mais do que uma idade. Veja iteróparo. [3]

população (*population*) Uma população é um conjunto de indivíduos, todos da mesma espécie, que vivem no mesmo lugar. Embora às vezes seja difícil definir as fronteiras físicas de uma população, os indivíduos que pertencem à população têm o potencial de se reproduzirem entre si ao longo das suas vidas. [1]

população fechada (*closed population*) Numa população fechada não existe imigração nem emigração. Desta forma, as únicas forças que podem alterar o tamanho de uma população fechada são os nascimentos e as mortes. [1]

populações fonte (*sorce populations*) Populações nas quais a taxa de natalidade local excede a taxa de mortalidade local, e a taxa de emigração é maior do que zero. As populações fonte são "exportadores" líquidos de indivíduos. [4]

populações sumidouro (*sink populations*) Populações onde a taxa de natalidade local é menor que a taxa de mortalidade local, e em que a taxa de imigração é maior que zero. As populações sumidouro não podem persistir em isolamento, porque a sua taxa de natalidade não excede a taxa de mortalidade. As

populações sumidouro são "importadores" líquidos de indivíduos e só persistem graças à imigração. [4]

porção não utilizada da capacidade de suporte (1 - *N/K*) (*unused portion of the carrying capacity*) No modelo de crescimento logístico, este termo representa a porção da capacidade de suporte que ainda não foi usada pela população no seu tamanho atual (*N*). Este termo faz com que a velocidade de crescimento seja máxima quando a população está próxima de zero, lenta quando a população se aproxima da capacidade de suporte, e negativa quando a população excede a capacidade de suporte. [2]

predação intraguilda (PIG) (*intraguild predation*) Interação entre competidores que exploram recursos comuns limitantes, mas que também interagem como predador e presa. PIG é comum na natureza e ela pode tanto reverter como reforçar o resultado das interações competitivas entre espécies. [5]

princípio de exclusão competitiva (*principle of competitive exclusion*) O princípio de exclusão competitiva afirma que "competidores perfeitos não podem coexistir". Em outras palavras, para que a coexistência ocorra, terá de existir alguma diferença entre as espécies em relação à utilização de recursos, que seja exprimível pelos coeficientes α e β. Repare que o princípio implica que os recursos são limitantes. Se os recursos não forem limitantes, graças à predação ou a perturbações crônicas que reduzem a abundância dos competidores, as duas espécies podem coexistir livremente utilizando recursos idênticos. [5]

probabilidade de colonização local (P_i) (*probability of local colonization*) A chance de um determinado lugar numa metapopulação ser colonizado durante um certo intervalo de tempo. [4]

probabilidade de extinção local (P_e) (*probability of local extinction*) A chance de uma população local única sofrer extinção durante um determinado intervalo de tempo. Esta probabilidade dependerá do tamanho da população e da sua taxa de crescimento, assim como dos atributos do lugar, tal como a sua área e a sua disponibilidade de recursos. [4]

probabilidade de persistência (P_n) (*probability of persistence*) A chance de um determinado lugar permanecer ocupado por n períodos de tempo, quando a probabilidade de extinção é P_e em cada período. A probabilidade de persistência é $P_n = (1 - P_e)^n$, onde $(1 - P_e)$ é a probabilidade da extinção não ocorrer. [4]

probabilidade de persistência regional (P_x) (*probability of regional persistence*) A chance de que, entre um conjunto de x lugares, pelo menos um deles permaneça ocupado até ao final de um determinado período de tempo. Se os lugares forem todos idênticos e cada um deles tiver a mesma probabilidade de extinção P_e, a probabilidade de persistência regional será $P_x = 1 - (Pe)^x$.

probabilidade de sobrevivência ($g(x)$, P_i) (*survival probability*) A probabilidade de sobrevivência $g(x)$ para indivíduos da idade x, se define como a probabilidade de um indivíduo vivo na idade x, permanecer vivo na idade $x + 1$. Este valor se calcula a partir do plano de sobrevivência como $g(x) = l(i)/l(i - 1)$.

Esta fórmula se aplica apenas a populações de nascimentos em pulso, com censos pós-reprodutivos. As probabilidades de sobrevivência aparecem como elementos da subdiagonal na matriz de Leslie. [3]

q Veja taxa de mortalidade. [6]

r Veja taxa de crescimento instantânea. [1]
$\bar{r}$ Veja r médio. [1]
r_d Veja fator de crescimento discreto. [1]
R_0 Veja taxa reprodutiva líquida. [1]

***r* médio (*r*)** (mean *r*) Taxa de crescimento instantânea média. Esta média reflete a tendência central da taxa de crescimento per capita num ambiente variável. Em modelos com estocasticidade ambiental, se usa o *r* médio para prever a média e a variância do tamanho populacional. [1]

rarefação Modelo de amostragem de riqueza de espécies no qual subamostras de indivíduos são coletadas sem reposição a partir de um conjunto de dados de biodiversidade. Pode ser calculado o número esperado de espécies (e sua variância) para um dado número de indivíduos, levando à curva de rarefação. A curva é desenhada com o número de indivíduos no eixo *x* e o número de espécies no eixo *y*. A amostra original de *N* indivíduos e *S* espécies é colocada como um único ponto no gráfico. A curva de rarefação é extendida até sua origem e termina no ponto [1,1] porque uma amostra de um indivíduo irá sempre conter uma espécie. A curva de rarefação permite que dados de dois levantamentos de biodiversidade diferentes sejam comparados em uma escala comum de abundância. [9]

rarefação baseada em amostra Modelo de rarefação no qual um subconjunto de amostras é tomado ao acaso de um levantamento de biodiversidade que consiste de uma coleção de múltiplas amostras. Frequentemente, a abundância de cada espécie em cada uma destas amostras não é registrada, mas somente a presença ou ausência de cada espécie. Para uma curva de rarefação baseada em amostra, a unidade no eixo *x* é o número de amostras. [9]

rarefação baseada em indivíduo Modelo de rarefação no qual um subconjunto de indivíduos é tomado ao acaso de um levantamento de biodiversidade que consiste de uma única e grande coleção de indivíduos. Para uma curva de rarefação baseada em indivíduo, a unidade no eixo x é número de indivíduos. [9]

regra de Darlington (*Darlington's rule*) Esta regra, intitulada em homenagem ao biogeógrafo Philip J. Darlington, estabelece que para duplicar o número de espécies em ilhas oceânicas é necessário um aumento de dez vezes na área da ilha. [7]

relação espécies-área (*species-area relationship*) Aumento não-linear no número de espécies com o aumento da área da ilha. Esta relação se aplica para a maioria dos grupos de espécies e em muitos tipos de "ilhas" diferentes. [7]

rendimento ótimo (*optimal yield*) Nível de exploração de um recurso renovável que maximiza o rendimento da extração a longo prazo sem comprometer a continuidade do recurso. Infelizmente, o rendimento ótimo para sustentabilidade a longo prazo costuma ser inferior ao rendimento ótimo para lucro rápido. Em conseqüência disto, a maioria dos estoques de pesca e outros recursos renováveis são cronicamente sobre-explorados. [2]

reservatório fonte (P) (*source pool*) O conjunto das espécies de uma área fonte continental que são potenciais colonizadoras de uma ilha. [7]

resposta funcional (αV) (*functional response*) Taxa de captura de vítimas por um predador, em função da abundância de vítimas. As unidades são vítimas / (predador • tempo). [6]

resposta funcional Tipo I (*Type I functional response*) Incremento linear no consumo de presas por predador por unidade de tempo à medida que aumenta a abundância de presas. O declive da linha é α, a eficiência de captura. A resposta funcional Tipo I aparece nas equações predador-presa simples de Lotka-Volterra e tende a estabilizar a dinâmica da interação. Esta resposta é irrealista porque assume que um predador pode sempre aumentar a sua taxa de alimentação. [6]

resposta funcional Tipo II (*Type II functional response*) Curva assintótica descrevendo o incremento no número de presas consumidas por predador por unidade de tempo, à medida que aumenta a abundância de presas. A forma da curva é determinada pela taxa de alimentação máxima (k) e pela constante de meia-saturação (D). Uma curva funcional Tipo II pode resultar da saciação de um predador ou de restrições no tempo de manuseio. Geralmente, a resposta é desestabilizadora, porque requer cada vez mais predadores para controlar a população da vítima à medida que a abundância da vítima aumenta. [6]

resposta funcional Tipo III (*Type III functional response*) Uma curva assintótica descrevendo o incremento no número de presas consumidas por predador por unidade de tempo, à medida que aumenta a abundância de presas. A curva tem forma de 'S', de tal forma que a taxa de alimentação acelera a abundâncias de vítima baixas, mas depois desacelera e se aproxima de uma assíntota a abundâncias de vítima altas. Uma resposta funcional Tipo III pode resultar da formação de imagens de busca e de trocas de presa por parte dos predadores. Ela é geralmente estabilizadora a baixas abundâncias da vítima, mas desestabilizadora quando a vítima é mais abundante. [6]

resposta numérica (βV) (*numerical response*) Taxa de crescimento per capita da população de predadores em função da abundância de vítimas. As unidades são $(1/P)(dP/dt)$. [6]

restrições (*constraints*) O termo refere-se a limitações fisiológicas, mecânicas, ou evolutivas que impedem a evolução de certos caracteres de história de vida. Estas restrições podem representar adaptações que evoluíram por outras razões, mas limitam certos tipos de evolução na história de vida. [3]

retardo (*time lag*) Um atraso na resposta da população a fatores que afetam o crescimento populacional. Se o retardo for zero, o crescimento da população depende do seu tamanho corrente, como numa equação diferencial contínua. No entanto, se o retardo for, por exemplo, cinco anos, o crescimento dependerá não só do tamanho corrente, mas também do tamanho populacional há cinco anos atrás. Os retardos podem gerar dinâmicas populacionais complexas, incluindo oscilações amortecidas e ciclos limite estáveis. [2]

robusto (*robust*) Um modelo é robusto quando as suas previsões se mantêm, mesmo quando alguns dos seus pressupostos são violados. Quer sejam enunciados explicitamente ou não, em todos os modelos, mesmo nos modelos verbais, existe uma lista de pressupostos subjacentes. Em alguns casos, as previsões do modelo são muito sensíveis a estes pressupostos. Por exemplo, o modelo de crescimento exponencial depende criticamente do pressuposto das taxas de natalidade e mortalidade per capita constantes. Outros pressupostos, como a ausência de migração ou de retardos, são menos críticos para a previsão de crescimento exponencial da população. Freqüentemente, podem-se construir novos modelos ecológicos através da violação ou alteração sistemática dos pressupostos de um modelo existente. [1]

s Veja vetor de estados. [8]

$S(x)$ Veja sobrevivência da coorte. [3]

seleção *r-K* (*r-K selection*) Muito popular no passado, a teoria da seleção *r-K* assumia que a densidade populacional era a força seletiva dominante na determinação dos caracteres de história de vida de um organismo. As populações que se mantinham permanentemente em baixas densidades (presumivelmente devido a causas de mortalidade externas ou perturbação) eram designadas *r*-selecionadas; supostamente a sua evolução favoreceria reprodução precoce e semélpara, *r* alto, muitos descendentes com baixa sobrevivência, uma curva de sobrevivência Tipo III e pequeno tamanho do corpo no adulto. As populações com densidades cronicamente altas eram designadas *K*-selecionadas e a sua evolução teria favorecido reprodução tardia e iterópara, *r* baixo, poucos descendentes com boa sobrevivência, uma curva de sobrevivência Tipo I e adultos grandes. [3]

semélparo (*semelparous*) A reprodução semélpara, ou de "*big bang*" é uma estratégia de vida onde a reprodução se concentra numa só idade. O plano de fecundidade para um organismo semélparo teria zeros para todas as classes etárias exceto para aquela única que é reprodutiva. [3]

senescência (*senescence*) Envelhecimento e deterioração fisiológica de indivíduos em idades pós-reprodutivas. [3]

singleton Espécie que é representada por exatamente um indivíduo em uma amostra de biodiversidade. Quanto mais singletons em um conjunto de dados, tanto mais provável é que haja espécies não detectadas na área de interesse que não estejam representadas na amostra. [9]

sobrevivência da coorte ($S(x)$) (*cohort survival*) Número de indivíduos de uma coorte que sobrevivem até à idade x. Por definição, $S(0)$ é o número de indivíduos na origem da coorte. [3]

sucessão (*succession*) Mudança na estrutura da comunidade ao longo do tempo. [8]

sucessão primária (*primary succession*) Sucessão que se desenrola num substrato novo, que nunca foi colonizado por organismos vivos. [8]

sucessão secundária (*secondary succession*) Sucessão que se desenrola após uma perturbação que removeu uma comunidade previamente estabelecida numa mancha. Alguns elementos da comunidade podem se reestabelecer a partir da mesma mancha, enquanto outros elementos colonizarão a partir de manchas adjacentes, que não foram perturbadas. [8]

T Veja taxa de substituição. [7]

tabela de vida de coorte (*cohort life table*) Veja tabela de vida horizontal. [3]

tabela de vida estática (*static life table*) Veja tabela de vida vertical. [3]

tabela de vida horizontal (*horizontal life table*) Uma tabela de vida onde o plano de sobrevivência ($l(x)$) se calcula seguindo diretamente a coorte de indivíduos desde o nascimento até à morte. [3]

tabela de vida vertical (*vertical life table*) Uma tabela de vida onde as probabilidades de sobrevivência ($g(x)$) são estimadas indiretamente, pela comparação dos tamanhos de classes etárias consecutivas. Esta estimativa assume que a população atingiu uma distribuição etária estacionária. [3]

tamanho da população (N) (*size of the population*) Número de indivíduos numa população. [1]

taxa de alimentação (n/t) (*feeding rate*) A taxa a qual um indivíduo predador captura presas. As unidades são vítimas / (predador • tempo). [6]

taxa de alimentação máxima (k) (*maximum feeding rate*) A taxa de alimentação máxima k, que aparece nas respostas funcionais Tipo II e Tipo III, é a taxa de alimentação per capita assintótica dos predadores. As suas unidades são vítimas / (predador • tempo). [6]

taxa de crescimento instantânea (r) (*instantaneous rate of increase*) A taxa de crescimento instantânea é $b - d$, a diferença entre a taxa de natalidade instantânea (b) e a taxa de mortalidade instantânea (d). Num modelo de crescimento exponencial simples, a taxa de crescimento instantânea também é igual a taxa de crescimento populacional per capita:

$$\left(\frac{1}{N}\frac{dN}{dt}\right)$$

As unidades de r são indivíduos / (indivíduo • tempo). [1]

taxa de crescimento populacional (dN/dt) (*population growth rate*) A "velocidade" ou taxa de alteração do tamanho da população. Mede-se como a altera-

ção do tamanho da população (dN) num intervalo de tempo muito curto (dt). As unidades da taxa de crescimento populacional são indivíduos / tempo. [1]

taxa de extinção (E), (μ_e) (*extinction rate*) Nos modelos de metapopulação, a taxa de extinção E é a proporção de populações locais que se extinguem por unidade de tempo. No modelo de equilíbrio da biogeografia de ilhas, a taxa de extinção μ_e é o número de espécies residentes numa ilha que se extinguem por unidade de tempo. [4]

taxa de extinção máxima (E) (*maximum extinction rate*) Taxa máxima à qual as espécies residentes numa ilha podem se extinguir. Este máximo é atingido quando todas as espécies do reservatório fonte ocorrem na ilha ($S = P$). [7]

taxa de imigração (I), (λ_e) (*immigration rate*) Nos modelos de metapopulação, a taxa de imigração I é a proporção de lugares colonizados com sucesso por unidade de tempo. No modelo de equilíbrio da biogeografia de ilhas, a taxa de imigração λ_e é o número de espécies novas que chegam a uma ilha por unidade de tempo. Espécies "novas" são aquelas que ocorrem no reservatório fonte, mas que neste momento não ocorriam na ilha. [4]

taxa de imigração máxima (I) (*maximum immigration rate*) Taxa máxima à qual novas espécies podem chegar a uma ilha. Este máximo ocorre quando a ilha não tem espécies residentes. [7]

taxa de incremento finita (λ) (*finite rate of increase*) Uma razão que mede a mudança proporcional no tamanho da população de um intervalo de tempo para o próximo, num modelo discreto de crescimento exponencial. Numa população que aumenta exponencialmente, $\lambda = N_{t+1}/N_t$, a razão dos tamanhos da população em dois intervalos de tempo consecutivos. Como se trata de uma razão, λ é um número adimensional, sem unidades. λ é sempre um número maior que 0 porque ele é uma razão entre dois tamanhos populacionais, que são sempre valores positivos. λ é igual a $1{,}0 + r_d$, o fator de crescimento discreto. Se considerarmos um intervalo de tempo infinitamente curto, então λ também será igual a e^r, onde e é uma constante, a base dos logaritmos naturais ($e \approx 2{,}718$), e r é a taxa de crescimento instantânea. [1]

taxa de mortalidade (D), (q) (*death rate*) No modelo de crescimento exponencial, a taxa de mortalidade D é a alteração do número de mortes na população, medida ao longo de um intervalo de tempo muito curto. As suas unidades são mortes / tempo. [1] No modelo de predação de Lotka-Volterra, a taxa de mortalidade q é a taxa de mortalidade instantânea da população de predadores na ausência da população de vítimas. q é idêntica a d, a taxa de mortalidade instantânea no modelo de crescimento exponencial. As unidades são predadores / (predador • tempo). [6]

taxa de mortalidade instantânea (d) (*instantaneous death rate*) Taxa de mortalidade per capita da população, isto é, o número de mortes por indivíduo medidas sobre um curto intervalo de tempo. Esta taxa pode ser calculada dividindo a taxa de mortalidade (D) pelo tamanho populacional presente (N). As unidades são mortes / (indivíduo • tempo). [1]

taxa de natalidade (*B*) (*birth rate*) Alteração do número de nascimentos numa população, medida ao longo de um curto intervalo de tempo. As unidades são nascimentos / tempo. [1]

taxa de natalidade instantânea (*b*) (*instantaneous birth rate*) Taxa de natalidade per capita da população, isto é, o número de nascimentos por indivíduo medidos sobre um curto intervalo de tempo. Esta taxa pode ser calculada dividindo a taxa de natalidade (*B*) pelo tamanho populacional presente (*N*). As unidades são nascimentos / (indivíduo • tempo). [1]

taxa de substituição (*T*) (*turnover rate*) O número de espécies chegando ou desaparecendo por unidade de tempo na comunidade de uma ilha em equilíbrio. [7]

taxa intrínseca de crescimento (*intrinsic rate of increase*) Veja taxa instantânea de crescimento. [1]

taxa reprodutiva líquida (R_0) (*net reproductive rate*) Número médio de descendentes fêmeas produzidas por fêmea ao longo da vida. A taxa reprodutiva líquida equivale ao número bruto de descendentes produzidas, descontado pelas chances da fêmea morrer através das diferentes idades. O R_0 se expressa em número de descendentes e se calcula a partir dos planos de fertilidade e de sobrevivência como $R_0 = \Sigma l(x)b(x)$. [3]

tempo de duplicação (*doubling time*) Tempo necessário para que uma população duplique de tamanho. Se uma população estiver crescendo exponencialmente ela sempre duplicará após um intervalo de tempo constante, independentemente do tamanho que ela já atingiu. O tempo de duplicação é dado por $\ln(2)/r$, onde ln é o logaritmo natural e r é a taxa instantânea de crescimento. [1]

tempo de geração (*G*) (*generation time*) O tempo de geração é uma estimativa do tempo que uma coorte leva para crescer e substituir outra. Uma medida é a idade média dos progenitores de todos os descendentes produzidos por uma coorte. O tempo de geração pode ser obtido a partir dos planos de sobrevivência e fertilidade como:

$$G = \sum l(x)b(x)x / \sum l(x)b(x)$$

As unidades de G são de tempo. [3]

tempo de manuseio (*h*) (*handling time*) Tempo necessário para um predador capturar e consumir uma vítima ou um item alimentar. [6]

$v(x)$ Veja valor reprodutivo. [3]

valor reprodutivo (*reproductive value*) O valor reprodutivo é o número esperado de descendentes que virão a nascer de indivíduos de idade x, relativo ao número de indivíduos de idade x. Por definição, o valor reprodutivo dos recém-nascidos ($v(0)$) é 1,0. O valor reprodutivo dos indivíduos de idade x pode ser calculado como:

$$v(x) = \frac{e^{rx}}{l(x)} \sum_{y=x+1}^{k} e^{-ry} l(y) b(y)$$

Repare que o índice de contagem do somatório foi acrescentado em uma unidade. Esta alteração é necessária para aplicar a fórmula a dados reais (discretos). [3]

variância (σ_x^2)(*variance*) A variância é uma medida de dispersão ou de incerteza relativa à média. Ela se calcula como:

$$\sum(x\text{-}\bar{x})^2/(n\text{-}1)$$

onde $\bar{x}$ é a média e n é o tamanho amostral. Em outras palavras, a média é subtraída a cada observação x, e o resultado é elevado ao quadrado. Estes quadrados são somados, e o total é dividido pelo tamanho amostral menos um. A variância quantifica até que ponto cada observação tende a diferir da média. Se todas as observações forem iguais, então elas não diferem da média e a variância será zero. Quanto mais imprevisíveis forem as observações, maior a variância. Repare que a média e a variância quantificam dois aspetos diferentes de uma série de números. A média mede a tendência central das observações, enquanto a variância mede até que ponto essas observações diferem da tendência central. Uma população com uma média grande pode ter uma variância pequena e vice-versa. [1]

variância do *r* (σ_r^2) (*variance in r*) É a variância da taxa de crescimento instantânea. Esta variância mede a variabilidade do r, refletindo bons e maus tempos para o crescimento populacional. Nos modelos com estocasticidade ambiental, a população entra em risco de extinção quando a variância do r é muito grande relativamente à média do r. [1]

variância do tamanho da população (σ_N^2) (*variance in population size*) Variabilidade ou incerteza associada ao tamanho médio da população. Num modelo de crescimento estocástico, a variância do N refletiria a variabilidade nos tamanhos da população gerados pelas várias execuções do modelo. Em muitos modelos estocásticos, a variância do N aumenta à medida que se estende o comprimento da série temporal. Se a variância do N for muito grande, as populações podem correr risco de extinção. [1]

vetor de estados (*stage vector*) Um vetor de comprimento n cujos elementos representam o número de manchas que ocupam um determinado estado em um modelo de sucessão. No equilíbrio, este vetor de estados pode representar o número relativo de manchas em cada estado, ou o tempo relativo que cada mancha passa em cada um dos estados. [8]

$\bar{x}$ Veja média. [1]

x_i Veja área relativa. [7]

z Veja declividade da relação espécies-área. [7]

Literatura Citada

Abramsky, Z., M. L. Rosenzweig, & B. Pinshow. 1991. The shape of a gerbil isocline measured using principles of optimal habitat selection. *Ecology* 72: 329-340. [5]

Abramsky, Z., O. Ovadia, & M. L. Rosenzweig. 1994. The shape of a *Gerbillus pyramidum* (Rodentia: Gerbillinae) isocline: an experimental field study. *Oikos* 69: 318-326. [5]

Agosti, D. & N. F. Johnson (eds.). 2005. *Antbase*. World Wide Web electronic publication. antbase.org, version (05/2005). [9]

Agosti. D., J. Majer, E. Alonso & T. R. Schultz (eds.). 2000. *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Biological Diversity Handbook Series. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. [9]

Akcakaya, H. R. 1992. Population cycles of mammals - evidence for a ratio-dependent predation hypothesis. *Ecological Monographs* 62: 119-142. [6]

Allee, W. C., A. E. Emerson, O. Park, T. Park, & K. P. Schmidt. 1949. *Principles of Animal Ecology*. W. B. Saunders, Philadelphia. [2]

Anderson, R. M., & R. M. May. 1978. Regulation and stability of host-parasite population interactions .1. Regulatory Processes. *Journal of Animal Ecology* 47: 219-247. [6]

Arcese, P., & J. N. M. Smith. 1988. Effects of population density and supplemental food on reproduction in the song sparrow. *Journal of Animal Ecology* 57: 119-136. [2]

Arditi, R., & L. R. Ginzburg. 1989. Coupling in predator prey dynamics - ratio-dependence. *Journal of Theoretical Biology* 139: 311-326. [6]

Arrhenius, O. 1921. Species and area. *Journal of Ecology* 9: 95-99. [7]

Berryman, A. 1992. The origins and evolution of predator-prey theory. *Ecology* 73: 1530-1535. [6]

Boerema, L. K., & J. A. Gulland. 1973. Stock assessment of the Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) and management of the fishery. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 30: 2226-2235. [2]

Botkin, D. B. 1992. *Forest Dynamics: An Ecological Model*. Oxford University Press, Oxford. [8]

Brewer, A. & M. Williamson. 1994. A new relationship for rarefaction. *Biodiversity and Conservation* 3: 373–379. [9]

Brown, J. H., & A. Kodric-Brown. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* 58. [7]

Caswell, H. 2001. *Matrix Population Models*, 2ª edição. Sinauer Associates, Sunderland, Mass. [3,8]

Caughley, G. 1977. *Analysis of Vertebrate Populations*. Wiley, New York. [3]

Chao, A. 1984. Non-parametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics* 11: 265–270. [9]

Chao, A. & T.-J. Shen. 2003. Nonparametric estimation of Shannon's index of diversity when there are unseen species in sample. *Environmental and Ecological Statistics* 10: 429–433. [9]

Chao, A. & T.-J. Shen. 2006. SPADE (Species Prediction and Diversity Estimation). http://chao.stat.nthu.edu.tw/softwareCE.html [9]

Chao, A., R. L. Chazdon, R. K. Colwell & T.-J. Shen. 2005. A new statistical approach for assessing compositional similarity based on incidence and abundance data. *Ecology Letters* 8: 148–159. [9]

Clements, F. E. 1904. The development and structure of vegetation. *Bot. Surv. Nebraska* 7: 5-175. [8]

Clements, F. E. 1936. Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology* 24: 252-284. [8]

Coleman, B. D., M. A. Mares, M. R. Willig, & Y. H. Hsieh. 1982. Randomness, area, and species richness. *Ecology* 63: 1121-1133. [7,9]

Colwell, R. K. 2004. *EstimateS, Version 7: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples* (Software and User's Guide). Freeware for Windows and Mac OS. http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS [9]

Colwell, R. K. & J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society* (Series B) 345:101–118. [9]

Colwell, R. K., C. X. Mao & J. Chang. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85: 2717–2727. [9]

Connell, J. H., & R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist 111*: 1119-1144. [8]

Connell, J. H., I. R. Noble, R. & O. Slatyer. 1987. On the mechanisms of producing successional change. *Oikos* 50: 136-137. [8]

Coovert, G. A. 2006. The ants of Ohio (Hymenoptera: Formicidae). *Bulletin of the Ohio Biological Survey* 15: 1-202. [9]

Darlington, P. J. 1957. *Zoogeography: The Geographical Distribution of Animals*. Wiley, New York. [7]

den Boer, P. J. 1981. On the survival of populations in a heterogeneous and variable environment. *Oecologia* 50: 39-53. [4]

Dennis, B., P. L. Munholland, & J. M. Scott. 1991. Estimation of growth and extinction parameters for endangered species. *Ecological Monographs* 61: 115-143. [1]

Diamond, J. 1986. Overview: laboratory experiments, field experiments, and natural experiments. *In* J. Diamond & T. J. Case (eds.), *Community Ecology*, pp 3-22. Harper & Row, New York. [8]

Diamond, J. M. 1972. Biogeographic kinetics - estimation of relaxation times for avifaunas of southwest pacific islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences*,USA 69: 3199-3203. [7]

Doak, D. F., & W. Morris. 1999. Detecting population-level consequences of ongoing environmental change without long-term monitoring. *Ecology* 80: 1537-1551. [8]

Dobson, A. P., & P. J. Hudson. 1992. Regulation and stability of a free-living host-parasite system: *Trichostrongylus tenuis* in red grouse. II. Population models. *Journal of Animal Ecology* 61: 487-498. [6]

Donovan, T. M., & C. Welden. 2001. *Exercises in Ecology, Evolution, and Behavior: Programming Population Models and Simulations with Spreadsheets*. Sinauer Associates, Sunderland, Mass. [Prefácio, 8]

Durret, R., & S. A. Levin. 1994. Stochastic spatial models: a user's guide to ecological applications. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 343: 329-350. [8]

Ellison, A. M., S. Record, A. Arguello & N. J. Gotelli. 2007. Rapid inventory of the ant assemblage in a temperate hardwood forest: Species composition and assessment of sampling methods. *Environmental Entomology* 36: 766–775. [9]

Ehrlich, P. R., R. R. White, M. C. Singer, S. W. McKechnie, & L. E. Gilbert. 1975. Checkerspot butterflies: a historical perspective. *Science* 188: 221-228. [4]

Elton, C., & M. Nicholson. 1942. The ten-year cycle in numbers of the lynx in Canada. *Journal of Animal Ecology* 11: 215-244. [6]

Facelli, J. M., & S. T. A. Pickett. 1990. Markovian chains and the role of history in succession. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 27-29. [8]

Fenchel, T. 1974. Intrinsic rate of natural increase: the relationship with body size. *Oecologia* 14: 317-326. [1]

Fisher, B. L. & S. P. Cover. 2007. *Ants of North America: A Guide to the Genera*. University of California Press, Berkeley. [9]

Fisher, R. A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford. [3]

Gadgil, M., & W. H. Bossert. 1970. Life history consequences of natural selection. *The American Naturalist* 104: 1-24. [3]

Gallagher, E. D., G. B. Gardner, & P. A. Jumars. 1990. Competition among the pioneers in a seasonal soft-bottom benthic succession: field experiments and analysis of the Gilpin-Ayala competition model. *Oecologia* 83: 427-442. [5]

Gause, G. F. 1934. *The Struggle for Existence*. Williams and Wilkins, Baltimore. [5]

Goodman, D. 1982. Optimal life histories, optimal notation, and the value of reproductive value. *The American Naturalist* 119: 803-823. [3]

Gotelli, N. J. 1991. Metapopulation models: the rescue effect, the propagule rain, and the core-satellite hypothesis. *The American Naturalist* 138: 768-776. [4]

Gotelli, N. J., & L. G. Abele. 1982. Statistical distributions of West Indian land-bird families. *Journal of Biogeography* 9: 421-435. [7]

Gotelli, N. J. & R. K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. Ecology Letters 4: 379–391. [9]

Gotelli, N. J. & G. L. Entsminger. 2007. EcoSim: Null Models Software for Ecology. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Jericho, VT 05465. http://www.garyentsminger.com/ecosim/ecosim.htm [9]

Gotelli, N. J. & G. R. Graves. 1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. [9]

Gotelli, N. J., & W. G. Kelley. 1993. A general model of metapopulation dynamics. *Oikos* 68: 36-44. [4]

Gotelli, N. J., A. Chao & R. K. Colwell. Sufficient sampling for asymptotic minimum species richness estimators. In press, *Ecology*. [9]

Hanski, I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos* 38: 210-221. [4]

Hanski, I., & M. Gilpin. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 3-16. [4]

Hardin,G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131: 1292-1297 [5]

Hardin, G. 1968. The tragedy of the commons. *Science* 162: 1243-1248. [2]

Harrison, S., D. D. Murphy, & P. R. Ehrlich. 1988. Distribution of the bay checkerspot butterfly, Euphydryas editha bayensis: evidence for a metapopulation model. *The American Naturalist* 132: 360-382. [4]

Heck, K. L. Jr., G. van Belle & D. Simberloff. 1975. Explicit calculation of the rarefaction diversity measurement and the determination of sufficient sample size. *Ecology* 56: 1459–1461. [9]

Hillebrand, H. 2004. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist* 163: 192–211. [9]

Holling, C. S. 1959. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. *Canadian Entomologist* 91: 293-320. [6]

Horn, H. S. 1975. Markovian processes of forest succession. In M. L. Cody & J. M. Diamond (eds), *Ecology and Evolution of Communities*, pp. 196-213. Harvard University Press, Cambridge, Mass. [8]

Hudson, P. J., A. P. Dobson, & D. Newborn. 1985. Cyclic and noncyclic populations of red grouse: a role for parasitism? *In* D. Rollinson & R. M. Anderson (eds.), *Ecology and Genetics of Host-Parasite Interactions*. pp. 77-89. Academic Press, London. [6]

Hudson, P. J., D. Newborn, & A. P. Dobson. 1992. Regulation and stability of a free-living host-parasite system - *Trichostrongylus tenuis* in red grouse. I. Monitoring and parasite reduction experiments. *Journal of Animal Ecology* 61: 477-486. [6]

Hurlbert, S. H. 1971. The non-concept of species diversity: A critique and alternative parameters. *Ecology* 52: 577–586. [9]

Huston, M. 1980. Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forests. *Journal of Biogeography* 7: 147–157. [9]

Huston, M. A. 1994. *Biological Diversity: The Coexistence of Species on Changing Landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge. [8]

Hutchinson, G. E. 1967. *A Treatise on Limnology, Vol II. Introduction to Lake Biology and Limnoplankton*. Wiley, New York. [5]

Iosifescu, M., & P. Tăutu. 1973. *Stochastic Processes and Applications in Biology and Medicine. Vol. II. Models*. Springer-Verlag, Berlin. [1]

James, F. C. & N. O. Wamer. 1982. Relationships between temperate forest bird communities and vegetation structure. *Ecology* 63: 159–171. [9]

Jost. L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88: 2427–2439. [9]

Keith, L. B. 1983. Role of food in hare population cycles. *Oikos* 40: 385-395. [6]

Kingsland, S. E. 1985. *Modeling Nature: Episodes in the History of Population Ecology*. University of Chicago Press, Chicago. [6]

Krebs, C. J. 1985. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*, 3ª Ed. Harper & Row, New York. [2,5]

Lack, D. 1967. *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Clarendon Press, Oxford. [1]

Law, R., & R. D. Morton. 1993. Alternate permanent states of ecological communities. *Ecology* 74: 1347-1361. [8]

Lefkovitch, L. P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21: 1-18. [3]

Leslie, P. H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 35: 183-212. [3]

Levins, R. 1969. The effect of random variations of different types on population growth. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 62: 1061-1065. [2]

Levins, R. 1970. Extinction. *In* M. Gerstenhaber (ed.), *Some Mathematical Questions in Biology. Lecture Notes on Mathematics in the Life Sciences*. pp 75-107 The American Mathematical Society, Providence, R.I. [4]

Lomolino, M. V. 1990. The target area hypothesis - the influence of island area on immigration rates of non-volant mammals. *Oikos* 57: 297-300. [7]

Longino, J., J. Coddington & R. K. Colwell. 2002. The ant fauna of a tropical rain forest: estimating species richness three different ways. *Ecology* 83: 689–702. [9]

Luckinbill, L. S. 1979. Selection of the *r*/*K* continuum in experimental populations of protozoa. *The American Naturalist* 113: 427-437. [3]

MacArthur, R. H. 1972. *Geographical Ecology*. Harper & Row, New York. [5]

MacArthur, R. H., & E. O. Wilson. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17: 373-387. [7]

MacArthur, R. H., & E. O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N.J. [3,7]

Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell, Malden, Mass. [9]

Magurran, A. E. 2007. Species abundance distributions over time. *Ecology Letters* 10: 347–354. [9]

Mao, C. X.,& R. K. Colwell. 2005. Estimation of species richness: mixture models, the role of rare species, and inferential challenges. *Ecology* 86:1143–1153. [9]

May, R. M. 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton. [2]

May, R. M. 1974a. Ecosystem patterns in randomly fluctuating environments. *Progress in Theoretical Biology* 3: 1-50. [1,2]

May, R. M. 1974b. Biological populations with non-overlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos. *Science* 186: 645-647. [2]

May, R. M. 1976. Models for single populations. *In* R. M. May (ed.), *Theoretical Ecology: Principles and Applications*, pp. 4-25. W. B. Saunders, Philadelphia. [2]

McAuliffe, J. R. 1988. Markovian dynamics of simple and complex desert plant communities. *The American Naturalist* 131: 459-490. [8]

McGill, B. J., R. S. Etienne, J. S. Gray, D. Alonso, M. J. Anderson, H. K. Benecha, M. Dornelas, B. J. Enquist, J. L. Green, F. He, A. H. Hurlbert, A. E. Magurran, P. A. Marquet, B. A. Maurer, A. Ostling, C. U. Soykan, K. I. Ugland& E. P. White. 2007. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters* 10: 995–1015. [9]

Mertz, D. B. 1970. Notes on methods used in life-history studies. In J. H. Connell, D. B. Mertz, & W. W. Murdoch (eds.), *Readings in Ecology and Ecological Genetics*, pp. 4-17 Harper & Row, New York. [3]

Mitchell, W. A., & J. S. Brown. 1990. Density-dependent harvest rates by optimal foragers. *Oikos* 57: 180-190. [6]

Molofsky, J. 1994. Population dynamics and pattern formation in theoretical populations. *Ecology* 75: 30-39. [8]

Moran, P. A. 1949. The statistical analysis of the sunspot and lynx cycles. *Journal of Animal Ecology* 18: 115-116. [6]

Murphy, D. D., & P. R. Ehrlich. 1980. Two California bay checkerspot subspecies: one new, one on the verge of extinction. *Journal of the Lepidopteran Society* 34: 316-320. [4]

Murphy, G. I. 1968. Pattern in life history and the environment. *The American Naturalist* 102: 391-403. [3]

Niemaelä, J., Y. Haila, E. Halme, T. Lahte, T. Pajunen & P. Punttila. 1988. The distribution of carabid beetles in fragments of old coniferous taiga and adjacent managed forest. *Annales Zoologisi Fennici* 25: 107–119. [9]

Noble, I. R. 1981. Predicting successional change. *In* H. A. Mooney (ed.), *Fire Regimes and Ecosystem Properties*. U.S. Department of Agriculture Forest Service General Technical Report WO-26. [8]

Olszewski. T.D. 2004. A unified mathematical framework for the measurement of richness and evenness within and among multiple communities. *Oikos* 104: 377–387. [9]

Pacala, S. W., C. D. Canham, J. Saponara, J. J. A. Silander, R. K. Kobe, & E. Ribbens. 1996. Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis, and dynamics. *Ecological Monographs* 66: 1-43. [8]

Pianka, E. R. 1970. On r- and K-selection. *The American Naturalist* 104: 592-597. [3]

Pielou, E. C. 1969. *An Introduction to Mathematical Ecology*. Wiley, New York. [1]

Pitt, D. E. 1993. Talks at U.N. combat threat to oceans' species from overfishing. *The New York Times*, 6/23/93. [2]

Polis, G. A., C. A. Myers, & R. D. Holt. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 297-330. [5]

Ranta, E., J. Linstrom, V. Kaitala, H. Kokko, H. Linden, & E. Helle. 1997. Solar activity and hare dynamics: A cross-continental comparison. *The American Naturalist* 149: 765-775. [6]

Ray, C., M. Gilpin, & A. T. Smith. 1991. The effect of conspecific attraction on metapopulation dynamics. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 123-134. [4]

Real, L. 1977. The kinetics of functional response. *The American Naturalist* 111: 289-300. [6]

Reznick, D. N., M. J. Butler IV, F. H. Rodd, & P. Ross. 1996. Life-history evolution in guppies (*Poecilia reticulata*). VI. Differential mortality as a mechanism for natural selection. *Evolution* 50: 1651-1660. [3]

Reznick, D. N., F. H. Shaw, F. H. Rodd, & R. G. Shaw. 1997. Evaluation of the rate of evolution in natural populations of guppies (*Poecilia reticulata*). *Science* 275: 1934-1937. [3]

Roff, D. A. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Chapman & Hall New York [3]

Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65: 514–527. [9]

Rose, M. R. 1984. The evolution of animal senescence. *Canadian Journal of Zoology* 62: 1661-1667. [3]

Rosenzweig, M. L. 1971. Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. *Science* 171: 385-387. [6]

Rosenzweig, M. L. 1995. *Species Diversity in Time and Space*. Cambridge University Press, Cambridge. [9]

Rosenzweig, M. L., & R. H. MacArthur. 1963. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. *The American Naturalist* 47: 209-223. [6]

Roughgarden, J. 1979. *Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An Introduction*. McMillan, New York. [1,2,3]

Roughgarden, J. 1998. *Primer of Ecological Theory*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J. [A]

Royama, T. 1971. A comparative study of models of predation and parasitism. *Researches in Population Ecology* (Supplement) 1: 1-91. [6]

Schluter, D. 1994. Experimental evidence that competition promotes divergence in adaptive radiation. *Science* 256: 798-801. [3]

Schoener, T. W. 1976. The species-area relation within archipelagoes: models and evidence from island birds. pp. 1-17 in *Proceedings of the 16th International Ornithological Congress*, Canberra, Australia. [7]

Sergio, F., I. Newton & L. Marchesi. 2005. Top predators and biodiversity. *Nature* 436: 192. [9]

Simberloff, D. 1976. Species Turnover and equilibrium island biogeography. *Science* 194: 572-578.

Simberloff, D. S., & E. O. Wilson. 1969. Experimental zoogeography of islands: colonization of empty islands. *Ecology* 50: 278-289. [7]

Simpson, G. G. 1964. Species density of North American recent mammals. *Systematic Zoology* 13: 57–73. [9]

Sinclair, A. R. E., & J. M. Gosline. 1997. Solar activity and mammal cycles in the northern hemisphere. *The American Naturalist* 149: 776-784. [6]

Sinclair, A. R. E., J. M. Gosline, G. Holdsworth, C. J. Krebs, S. Boutin, J. N. M. Smith, R. Boonstra, & M. Dale. 1993. Can the Solar-Cycle and Climate Synchronize the Snowshoe Hare Cycle in Canada - Evidence from Tree Rings and Ice Cores. *The American Naturalist* 141: 173-198. [6]

Slade, N. A., & D. F. Balph. 1974. Population ecology of Uinta ground squirrels. *Ecology* 55: 989-1003. [3]

Smith, C. H. 1983. Spatial trends in Canadian snowshoe hare, *Lepus americanus*: population cycles. *Canadian Field-Naturalist* 97: 151-160. [6]

Smith, J. N., P. Arcese, & W. M. Hochachka. 1991. Social behaviour and population regulation in insular bird populations: implications for conservation. *In* C. M. Perrins, J.-D. Lebreton, & G. J. M. Hirons (eds.), *Bird Conservation Studies: Relevance to Conservation and Management*, pp. 148-167. Oxford University Press, Oxford. [2]

Smith, J. N. M., C. J. Krebs, A. R. E. Sinclair, & R. Boonstra. 1988. Population biology of snowshoe hares .II. interactions with winter food plants. *Journal of Animal Ecology* 57: 269-286. [6]

Solomon, M. E. 1949. The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 18: 1-35. [6]

Spear, R. W., M. B. Davis, & L. C. K. Shane. 1994. Late quaternary history of low and mid-elevatioin vegetation in the White Mountains of New Hampshire. *Ecological Monographs* 64: 85-109. [8]

Stearns, S. C. 1992. The Evolution of Life Histories. Oxford University Press, Oxford. [3]

Sutherland, J. P. 1974. Multiple stable points in natural communities. *The American Naturalist* 108: 859-873. [8]

Svane, I. 1984. Observations on the long-term population dynamics of the perennial ascidian, *Ascidia mentula* O. F. Muller, on the Swedish west coast. *Biological Bulletin* 167: 630-646. [2]

Tanner, J. E., T. P. Hughes, & J. H. Connell. 1996. The role of history in community dynamics: a modeling approach. *Ecology* 77: 108-117. [8]

Taylor, C. E., & C. Condra. 1980. *r* selection and *K* selection in *Drosophila pseudoobscura*. *Evolution* 34: 1183-1193. [3]

Usher, M. B. 1979. Markovian approaches to ecological succession. *Journal of Animal Ecology* 48: 413-426. [8]

Werner, P. A. 1977. Colonization success of a "biennial" plant, teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.): experimental field studies in species cohabitation and replacement. *Ecology* 58: 840-849. [3]

Werner, P. A., & H. Caswell. 1977. Population growth rates and age vs. stage distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.). *Ecology* 58: 1103-1111. [3]

Wiens, J. A. 1989. *The Ecology of Bird Communities, Vol. 1. Foundations and Patterns*. *In* R. S. K. Barnes, H. J. B. Birks, E. F. Connor, & R. T. Paine (eds.), Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University Press, Cambridge. [8]

Williamson, M. 1981. *Island Populations*. Oxford University Press, Oxford. [7]

Wilson, E. O., & W. H. Bossert. 1971. *A Primer of Population Biology*. Sinauer Associates, Sunderland, Mass. [3]

Wilson, E. O., & D. S. Simberloff. 1969. Experimental zoogeography of islands: defaunation and monitoring techniques. *Ecology* 50: 267-295. [7]

Wolfram, S. 1984. Universality and complexity in cellular automata. *Physica* 10D: 1-35. [8]

Índice

Abundância de espécies, 210-212
AIDS, vírus da, 157
Alelopatia, 102
Alimentação máxima, taxa de (k), 142
Allee, efeito de
  numa população de ascídias (fig.), 44-45
  tamanho da população de vítimas e, 145
Allee, Warder C., 225
Ambrosia, em comunidades de deserto, 201-204
Amostragem com e sem reposição, 216-217
Amostragem passiva, modelo de, 173-176, 178-180
Amplitude, de ciclo populacional, 32-34
Anchova, rendimento ótimo (fig.), 44-46
Área (A), número de espécies e, 160-163
Área relativa, 173-174
Área, efeito da, 162
  modelo de equilíbrio e (fig.), 171-172
Árvores
  modelo com estrutura de tamanhos, 73-75
  respostas denso-dependentes, 33-34
  tempo de duplicação, 8-9
Ascidia mentula, flutuações populacionais (fig.), 41-45
Ascídias, 84
  flutuações populacionais (fig.), 41-45
Autômato celular, 199-201
Aves
  estudo de imigração/extinção, 177-180
  estudo de riqueza de espécies (fig.), 178-180
  flutuações populacionais (fig.), 40-44
  relação espécies-área (fig.), 160-163
Avicennia marina, tempo de duplicação, 8-9
Bactéria, tempo de duplicação, 8-9
Bacteriófago T, tempo de duplicação, 8-9
Banco de sementes, 4-5
Besouros carabídeos
  estudo de metapopulação (fig.), 97-99
  dados de biodiversidade, 214-216
Besouros da farinha. *ver Tribolium*
Besouros
  estudo de metapopulação (fig.), 97-99
  dados de diversidade de espécies 214-216
Biogeografia de ilhas
  hipótese da diversidade de habitat, 160-163
  modelo de equilíbrio da (fig.), 163-169
  relação espécies-área e (fig.), 160-163
Bismark, relações espécies-área no arquipélago de (fig.), 160-163
Borboleta de São Francisco, estudo de metapopulação (fig.), 95-98
Borboleta-de-São-Francisco, estudo de metapopulação (fig.), 95-98
Bos taurus, 8-9
Calathus melanocephalus, estudo de metapopulação (fig.), 97-99
Caos, flutuação populacional, 34-36
  divergência de trajetórias populacionais (fig.), 36
Capacidade de suporte (K), 26-32
  da população de predadores (fig.), 148-153
  da população de vítimas (fig.), 138-140
  no modelo de competição de Lotka-Volterra, 104, 107-109, 116-117

rendimento ótimo e, 44-46
retardos e, 35-36
variação da (fig.), 38-41
Caraíbas, relação espécies-área em aves das (fig.), 160-163
Cardo, flutuações populacionais (fig.), 77-80
Censo pós-reprodutivo, 60-61, 244
*Chao*1, estimadores assintóticos de riqueza de espécies, 224
Chuva de propágulos, 90-92
efeito de resgate e, 92-94
Ciclo limite de dois pontos, 34-36
Ciclo limite estável, 32-34
Ciclos
em populações de lagópode (fig.), 153-157
em populações de lebre e lince (fig.), 151-154
estabilidade de, 148-149
na capacidade de suporte (fig.), 38-41
no modelo de crescimento logístico (fig.), 29-30, 37-38
no modelo de predação de Lotka-Volterra (fig.), 135-138
no tamanho da população (fig.), 32-36
Classe etária, 59-60
fertilidade e, 60-63
notação para, 50-52
probabilidade de sobrevivência e, 60-61, 63
Climax, comunidade, 186-187
Coeficiente de interação, 118-119
Coexistência (fig.), 111-113, 115-117
Coexistência na competição (fig.) 111-113, 115
Colonização externa, 90-92, 93
Colonização interna, 90-92
Colonização local, modelo de metapopulação e, *ver* Colonização, 89-90
Colonização, 176-178 *ver* Imigração e Colonização interna
efeito de resgate e, 92-94
modelo de equilíbrio e, 170
modelo ilha-continente e (fig.), 90-92
Competição entre duas espécies. *ver* Lotka-Volterra, modelo de competição
Competição interespecífica *ver* exclusão competitiva, 103-104
analogia gráfica (fig.) 106, 110-113
Competição intra-específica, 103-104
Competição por exclusão, 102
Competição por exploração, 102
Competição por interferência, 102
Competição, coeficientes de (α,β) (fig.), 104-106
no modelo de competição de Lotka-Volterra, 116-117
Competição, definição, *ver* Lotka-Volterra, modelo de competição, 117-118
gráfico de espaço de fase (fig.), 106-113
inter vs. intra-específica, 103-104, 105
tipos de, 102-104
Compromissos, 70
Comunidade climax, 186-187
Contínuo, crescimento populacional, 11-12
Coorte, *ver* classe etária, 53-54
número de sobreviventes [$S(x)$], 53-55
Coorte, tabela de vida de, 66-67
Corais, modelo com estrutura de tamanhos, (fig.), 72-75
Corais, sucessão de comunidades em recifes, 203-206
Corruíra-de-Zapata, 162-163
Crescimento contínuo, modelo de, 11-15
Crescimento discreto, modelo de, 11-15, 20-36
Crescimento exponencial, modelo de, 2-8
crescimento contínuo vs. crescimento discreto, 11-15
estocasticidade ambiental, 14-17
estocasticidade demográfica, 16-21
estrutura etária e, 50, 63-66
exemplos de, 20-23
modelo de metapopulação e, 87-88
pressupostos, 9-11
taxa de crescimento populacional em função do tamanho da população (fig.), 30-31
teoria da seleção natural e, 11
trajetórias (fig.), 7
vs. modelo de crescimento logístico, 26
Crescimento populacional
com estrutura de estados ou de idades, 72-74
com estrutura etária, 50
de predadores, 131-133
de vítimas, 137-138
discreto, 11-15
elementos do, 2-8
modelagem de, 211-213
modelo exponencial, 5-12
modelo logístico, 26-33

projetando, 240-242
retardos e, 10
Crescimento populacional, taxa de (*dN/dt*), 3 (fig.) *ver* Taxa de crescimento instantânea (fig.), 3
Cruza-bico-de-asa-branca, 159,162-163
Curva de natalidade, 237
Curva de sobrevivência tipo I (fig.), 55-57, 246
Curva de sobrevivência tipo II (fig.), 55-57, 246
Curva de sobrevivência tipo III (fig.), 55-57, 246
Curvas
de imigração e de extinção (fig.),164-165, 167-171
de sobrevivência (fig.), 55-58
Darlington, regra de, 160
Darwin, Charles, 11-12
Dendroica caerulescens, denso-dependência em, 84
Densidade de atividade, estudo de competição de gerbis, 122-126
Densidade populacional. *ver* Capacidade de suporte
de esquilos-do-chão, 74-78
seleção *r-K* e, 71-72
taxa de crescimento e, 26-27
Densidade, modelo de equilíbrio e, 170
Densidade, processos independentes da, 26
Denso-dependência linear, 30-31
Denso-dependência nas taxas de natalidade e mortalidade, modelo de crescimento logístico (fig.), 29
Denso-dependência *ver* Densidade populacional
crescimento populacional e, 26-27
em esquilos-do-chão, 74-78
em mariquita-azul-de-garganta-negra, 84
em tico-tico cantador, 42-44
linear, 30-31
migração e, 84
no modelo de competição de Lotka-Volterra, 117-118
numa população de ascídias (fig.), 44-45
Denso-dependente, modelo, 5, 254
Denso-dependente, retardos e resposta, 33-34
Deriva genética, 17
Derivada (fig.), 230-233
Deserto de Sonora, comunidade de plantas, 201-204
Deserto do Negev, estudos de competição, 122-124
Determinístico, modelo, 14-15
Diagramas de setas, 73-75
cardo (fig.), 79
modelos de sucessão (fig.), 189-191, 197-200
Disponibilidade de habitat, estudos de competição, 125-126
Distância, efeito da, 162
modelo de equilíbrio (fig.), 168-169
Distribuição de estados estável
em cardos (fig.), 80
em esquilos-do-chão (fig.), 77-78
Distribuição etária estacionária (fig.), 63-66, 225
Distribuição do valor reprodutivo, 65-66
em cardos, 80
em esquilos-do-chão, 77-78
Distribuição etária (fig.), 63-66
Distribuição etária estável [$c(x)$] (fig.),63-66
Diversidade de espécies
analogia com salada de frutas, 213-214
organização de dados, 210-216
padrões de, 210-216
quantificação, 210-212
Diversidade de habitat, hipótese da,160-163
Doubleton, 214
Dypsacus sylvestris, flutuações populacionais (fig.),77-80
Eastern Wood, estudo de imigração/extinção (fig.), 177-180
Ecologia de Comunidades
de plantas do deserto (fig.), 201-204
de recifes de coral (fig.), 203-206
sucessão em, 184-207
Efeito de alvo (fig.), 173-174, 247
Efeito de resgate, 92-94
modelo de equilíbrio e (fig.), 172-173
Eficiência de captura, 131
Eficiência de conversão (β), 238
ciclos populacionais e, 137-138
da população de predadores, 132-133
Elton, Charles, 151
Emigração, 2
Emigrantes, número de (*E*), 2-3
Engraulis ringens, rendimento ótimo (fig.), 44-46
Equação de diferença discreta, 11-12, 226
Equação de Euler, 58-59

derivação de, 66-68
no cálculo do valor reprodutivo, 67-71
Equação diferencial com retardo, 32-34
Equação diferencial contínua (*dN/dt*), 3
Equação diferencial estocástica, 15-16
Equação diferencial *ver* Equação diferencial contínua
Equação dos discos, 142
Equações recursivas, 12
Equilíbrio
achando a solução de, 256-257
analizando a estabilidade do (fig.), 257-262
capacidade de suporte e, 29
efeito da rotação das isoclinas da vítima e do predador sobre (fig.), 149
em modelos de Markov (fig.), 191-192
espécies, 162-163
estável e instável (fig.), 111-115
modelo de competição de Lotka-Volterra, 106-107
Equilíbrio da biogeografia de ilhas, modelo de (fig.), 163-169
curvas de extinção e de imigração não-lineares, 170-171
efeito de alvo (fig.), 173
efeito de resgate (fig.), 172-173
efeitos da área e da distância (fig.), 171-172
em aves (fig.), 177-180
insetos em ilhas de mangue e (fig.), 173-176
modelo de amostragem passiva, 173-176
pressupostos, 168-170
Equilibrio estável, 29
coexistência em (fig.), 111-113
Equilíbrio instável, 235, 239, 249
exclusão competitiva em (fig.), 111-115
Equilíbrio neutro, 93-95
Equilibrio zero, ponto de, 237
Equitabilidade de espécies
definição, 212
estimadores de, 225-229
PEI índice, 226-229
Ergodicidade, 188, 235, 192
Escherichia coli, tempo de duplicação, 8-9
Espaço de fase, gráfico de, 191-194, 106-110
competição em invertebrados marinhos (fig.), 119-122
experimentos de competição de gerbis (fig.), 123
modelo de competição de Lotka-Volterra (fig.), 107-115
modelo de predação de Lotka-Volterra (fig.), 133-138
Espécies, densidade de,170
Espécies, introdução de,20-22
Espécies
equilíbrio, 162-163
gráfico de ordem de abundância de, 210-216
relação espécies-área, 102-104
Esquilos, análise de tabela de vida (fig.), 74-78
Esquilos-do-chão, análise de tabela de vida (fig.), 74-78
Estabilidade, de ciclos populacionais, 235
Estimadores assintóticos de riqueza de espécies, 224
Estocasticidade ambiental (fig.), 250
crescimento populacional e, 14-17
numa população de ursos pardos, 22-23
Estocasticidade demográfica (fig.), 250, 16-21
modelo de equilíbrio e, 167
Estocasticidade, efeito de resgate e, *ver* Estocasticidade demográfica; Estocasticidade ambiental; Variação aleatória, 92-94
Estratégias de vida, 70-72
diagramas de setas (fig.), 79, 73-74
Estrutura de estados, modelo de crescimento com, 72-74
Estrutura de tamanhos, modelo de crescimento com, 72-74
Estrutura de tamanhos, no modelo de crescimento exponencial, 11
Estrutura etária (n), 59-61
Estrutura etária, modelo de crescimento com
crescimento exponencial com estrutura etária, 50
distribuições de idades estável e estacionária (fig.), 63-66
em esquilos-do-chão (fig.), 74-78
fertilidade, 59-60, 62
horizontal vs. vertical, 66-67
matriz de Leslie (fig.), 61-63
no cardo (fig.), 77-80
plano de fecundidade, 52-54, 66-67
pressupostos, 66-67

probabilidades de sobrevivência, 54-55, 60-61
sobrevivência, 53-57
tabela com cálculos básicos, 52-53
taxa intrínseca de crescimento, 58-60
taxa líquida de reprodução, 55-57
tempo de geração, 57-58
Estrutura etária, variações do modelo de crescimento com
derivação da equação de Euler, 66-68
estratégias de vida, 70-72
modelos com estrutura de estados e de tamanhos, 72-74
valor reprodutivo, 67-71
Euler, Leonhard, 58-59
Euphydrias editha bayensis, estudo de metapopulação (fig.), 95-98
Exclusão competitiva, 114-117
cenário 1 (fig.), 109-111
cenário 2 (fig.), 110-113
cenário 3 (fig.), 111-115
predação intraguilda e, 119
Extinção
colonização interna e, 92-94
denso-dependência e, 41
efeito de Allee e, 27-28
efeito de resgate e, 95
em ursos pardos, 23
estocasticidade ambiental e, 16-17
estocasticidade demográfica e, 19-20
local vs. regional, (fig.), 85-87
metapopulações e risco de, 85-87, 90
modelo de equilíbrio e, 163-171
predação intraguilda e, 118-119
Extinção local *ver* Extinção, 85-86
Extinção máxima, taxa de (E), 165
Extinção regional *ver* Extinção, 85-86
Extinção, curva de (fig.)
Extinção, probabilidade de *ver* Probabilidade
Extinção, taxa de (E,μs) (fig.), 163-169
efeito da área e, 165
efeito de resgate e, 172
em aves da Eastern Wood, 178
modelo de equilíbrio e, 85-87
modelo de metapopulação e, 85-87
não-linear (fig.), 170-171
Extrapolação, estimação assintótica e, 224
Facilitação, modelo de, 184-187, 195-201
Faisões, crescimento populacional (fig.), 20-22
Fator de crescimento discreto (r_d), 11-12, (40-41)
Fecundidade, coeficiente de (F_i), 51-52
Fecundidade, plano de [$b(x)$], 52-54, 234
cálculos para tabela de vida, 55-57
estratégias de vida e, 70
matriz de Leslie e, 61-63
Ferminia cervaerai, 162-163
Fertilidade (F), 59-60
de classes etárias i (F_i),60-63
Fisher, Ronald A., 227
Florida Keys, experimentos de colonização de ilhas, 173-176
Formigas, conjunto de dados hipotéticos, 210-212
Fração de lugares ocupados (f), 85-86, 88-89
Gerações discretas, 11
Gerbis (*Gerbillus allenbyi*, *G. pyramidum*), estudo de competição (fig.), 122-126
Great Barrier Reef, comunidades de recife de coral, 203-206
Gunnerside (Inglaterra), ciclos populacionais de lagópode (fig.)
Gupis, histórias de vida, 71-73
HIV,157
Hobsonia florida, estudo de competição (fig.)
Holanda, estudos de metapopulação, 97-99
Homogeneidade, em modelos matriciais, 192
Hutchinson, G. Evelyn, 122-124
Hydra, tempo de duplicação, 8-9
Idade, 229
notação para, 50-52
Ilha de Mandarte, população de Tico-ticos, 40-44
Imigração, 2
modelo de equilíbrio e, 163-169
não-linear (fig.), 170-171
no modelo de crescimento exponencial, 5-8
Imigração máxima, taxa de (I), 164
Imigração não-linear, curva de (fig.), 170-171
Imigração, taxa de (I;λ_s) (fig.)
efeito de alvo e, 173
efeito de resgate e, 172
efeitos da distância e, 168-169
em aves da Eastern Wood, 178
modelo de equilíbrio e, 86-88
modelo de metapopulação e, 86-88

não-linear, 170-171
Imigrantes, número de (I), 2-3
Indivíduo, rarefação baseada em, 220
Inibição, modelo de, 186-187, 197-201
Insetos
crescimento populacional com estrutura de estados, (fig.), 72-75
experimentos de colonização (fig.), 173-176
Integral, 240-242
Interações competitivas,102-104
Interpolação, estimativa assintótica, 224
Intervalo de tempo (t, $t+1$), modelo de Markov, 188-189
Invertebrados de areias intertidais, estudo de competição (fig.), 118-123
Isoclina (fig.), *ver* Gráfico de espaço de fase dos gerbis (fig.), 107
da população de predadores (fig.), 133-135, 148-153
da população de vítimas (fig.), 145-148
modelo de competição de Lotka-Volterra e (fig.), 109-110, 114-115
predação intraguilda e (fig.), 119-122
Isoclina da vítima (fig.), 145-148
Isoclina do predador (fig.), 133-135
Lagópode vermelho, ciclos populacionais (fig.), 153-157
Lagópodes, ciclos populacionais (fig.), 153-157
Lagopus lagopus scoticus, ciclos populacionais (fig.), 153-157
Larrea, em comunidades de deserto, 201-204
Larvas, ciclos populacionais, 153-157
Lebre da neve, ciclos populacionais (fig.), 151-154
Lebre, ciclos populacionais (fig.), 151-154
Lepus americanus, ciclos populacionais (fig.), 151-154
Leslie, Matriz de, 61-62
calculando r a partir da,63-66
crescimento com estrutura etária e, 71-73
descrevendo a distribuição etária, 62-63
valor reprodutivo e, 65-66, 68-71
Leslie, Patrick H., 61-62
Lince canadense, ciclos populacionais (fig.), 151-154
Logaritmo (base 10), *ver* Logaritmo natural, 22, 10
relação espécies-área, 160-161
Logaritmo natural (ln). *ver* Logaritmo
definição da base e, 6-8
tempo de duplicação e, 6-8, 9
Logístico, curva de crescimento (fig.), 30-31
Logístico, equação de crescimento, 28
Logístico, modelo de crescimento, 237, 253
ascídias e (fig.), 41-45
capacidade de suporte e, 26-30
denso-dependência e, 26-27
pressupostos, 30-33
seleção r-K e, 71-72
taxas de natalidade e mortalidade denso-dependentes (fig.), 29
tico-ticos e (fig.), 40-44
vs. modelo de crescimento exponencial, 26
Logístico, variações do modelo de crescimento
modelo de crescimento populacional discreto (fig.), 34-36
retardos (fig.), 73-75
variação aleatória na capadidade de suporte (fig.), 38-40
variação periódica na capacidade de suporte (fig.), 38-41
Lotka, Alfred J., 103-104
Lotka-Volterra, modelo de competição, 103-104
cenário 1, 109-111
cenário 2, 110-113
cenário 3, 111-113
cenário 4, 111-115
coeficientes de competição (fig.), 104-106
espaço de fase, 106-110
exclusão competitiva (fig.), 112, 111-117
gerbis e (fig.), 122-126
invertebrados intertidais e, 118-123
pressupostos, 116-118
soluções algébricas, 114-117
soluções de equilíbrio, 106-107
soluções gráficas (fig.), 109-110, 114-115
variação de predação intraguilda, 117-123
Lotka-Volterra, modelo de predação
ciclos (fig.), 135-138
crescimento populacional da vítima, 130-131

crescimento populacional do predador, 131-133
lebre e lince no (fig.), 151-154
pressupostos, 137-138
soluções de equilíbrio,132-134
soluções gráficas (fig.), 133-138 144-151
Lotka-Volterra, variações do modelo de predação
capacidadade de suporte da vítima (fig.), 138-140
isoclina da vítima (fig.), 145-148
isoclina do predador (fig.), 148-153
paradoxo do enriquecimento (fig.), 145-147
resposta funcional (fig.), 140-145
Loxia leucoptera, 162-163
Lugares, fração colonizada por populações (f), 87-97
efeito de resgate, 92-94
modelo de colonização interna, 90-92, (93-94),
modelo de ilha-continente, 90-92
valor de equilíbrio,89-90
Lynx canadensis, ciclos populacionais (fig.), 151-154
MacArthur, Robert H., 162-163
MacArthur-Wilson, modelo de. *ver* Equilíbrio da biogeografia de ilhas, modelo de
Malthus, Thomas R., 256
Manchas solares, efeito sobre ciclos populacionais, 151-154
Manejo de populações, valor reprodutivo e, *ver* Rendimento ótimo, 70
Mangue, experimentos de colonização em ilhas, 173-176
Mangue, tempo de duplicação, 8-9
Mariquita-azul-de-garganta-negra, denso-dependência na, 84
Mariquitas, denso-dependência em, 84
Markov de primeira ordem, modelo de, 205-206
Markov de segunda ordem, modelo de, 205-206
Markov, Andrei Andreyevich, 187-188
Markov, modelo de, *ver* Leslie, matriz de, 187-192
pressupostos, 194-196
tipos de, 205-206
Maternidade, plano de [$m(x)$] *ver* Fecundidade, plano de
Mathematica, 230
Matlab, 230
Matriz de Leslie. *ver* Leslie, matriz de
Matriz de transição, 18
de sucessão, *ver* modelo de Markov
Matriz de transição. *ver* Transição, matriz de
Matriz *ver* Leslie, matriz de
Média, 14-16
Média do tamanho populacional, 15-16
Meia-saturação, constante de, 142
Melospiza melodia, flutuações populacionais (fig.), 40-44
Metapopulação, 84
Metapopulação, modelo de, 84-86, 166
besouros carabídeos e (fig.), 97-99
borboleta-de-São-Francisco e (fig.), 95-98
dinâmica, 86-90
pressupostos, 89-90
risco de extinção e, 85-87
Metapopulação, variações do modelo de colonização interna, 90-92, 94-96
efeito de resgate, 92-94
modelo ilha-continente (fig.), 90-92
tabela de modelos, 94-95
Migração, no modelo de crescimento exponencial, 5-8
Modelo de Markov. *ver* Markov, modelo de
Modelo de tolerância, 186-187, 196-201
Modelo ilha-continente (fig.), 95-97, 90-92
vs. modelo de equilíbrio, 166
Modelo populacional, construção de um, 231
Modelo robusto, 10
Modelos de indivíduos, 201-202
Modelos estocásticos, 14-21
Mogno, retardos em, 33-34
Morgan Hill, estudos de metapopulação (fig.), 95-98
Mortalidade, curva de, 237
Mortalidade, taxa de, 2, 4
denso-dependência e, (fig.), 26-27, 29
equilíbrio da população de predadores e, 131-133
equilíbrio estável e (fig.), 29
estrutura etária e, 50
no modelo com estocasticidade demográfica, 19-20
no modelo de crescimento exponencial, 5-8, 10
Mortalidade. *ver* Mortalidade, taxa de

denso-dependente vs. independente da densidade, 40-45
taxa líquida de reprodução, 57-58
Mortes, número de (*D*, *q*), 2-5
Mutualismo, definição, 117-118
Nascimentos em fluxo, modelo de, 60-61
Nascimentos em pulso, modelo de, 60-61
Nascimentos, número de (*B*), 2-5
na equação de Euler, 66-68
Natalidade, curva de, 215
Natalidade, taxa de (*b*), 2, 4
densidade populacional e, 26-27
denso-dependência e, (fig.), 26-27, 29
equilíbrio estável e, 29
estratégias de vida e, 70-72
no modelo com estocasticidade demográfica, 19-20
no modelo de crescimento exponencial, 5-8, 10
plano de fecundidade [$b(x)$], 52-54, 55-63
Nematódeos, ciclos populacionais de vermes (fig.), 153-157
Neutralmente estáveis, ciclos, 135-137
Neutralmente estável, equilíbrio, 236-240
Nothofagus fusca, tempo de duplicação, 8-9
Nova Guiné, 163
Número adimensional, 14
Oligoquetas, estudos de competição em vermes (fig.), 118-123
Ordem de abundância, 210-212
equação, 213
gráfico, 211 (fig.)
Organismo modular, análise com estrutura de tamanhos, 72-74
Oscilações amortecidas (fig.), 32-36
Oscilações, em crescimento populacional (fig.), 33-36
Paradoxo do enriquecimento (fig.), 144-147, 233
Paramecium caudatum, tempo de duplicação,8-9
Parâmetro malthusiano, 234 *ver* taxa de crescimento instantânea
Parasitismo, 117-118
Parasitas, ciclos populacionais (fig.), 153-157
PEI índice, 226-229 (fig.) 228
Per capita, 4-5
Per capita, taxa de crescimento populacional [$(1/N)(dN/dt)$] (fig.), 31-33
Período, de ciclo populacional, 32-34
Persistência de uma população, 85-87
Persistência, dinâmica de metapopulação e, 84-87
Pesca comercial, 44-46
Pesca industrial, rendimento ótimo da (fig.), 44-46
Phasianus colchicus torquatus, crescimento populacional (fig.), 20-21
PIG *ver* Predação intraguilda
Pioneiras, espécies, 185-186
Plantago erecta, borboleta-de-São-Francisco e, 95-97
Plantações de Pinheiro, dados de diversidade 214-216, (fig.) 215,217, 218
Plantas anuais, 53-54
Plantas perenes, 53-54
Policarpia, reprodução por, 53-54
População estocástica, 36
População fechada,3, 9, 84-85
População, 256 *ver* Metapopulação; predador, população de vítima
cíclica, 35-36 *ver* Ciclos
definição, 2
estrutura etária, 59-60
fechada, 3
fonte vs. sumidouro, 99
migração e, 84
persistência de, 85-90
Populações ameaçadas
modelagem de, 23
ursos pardos, 7
Populações fonte, 99
Populações sumidouro, 99
Porção não-utilizada da capacidade de suporte ($1-N/K$), 234-235
Predação intraguilda, 117-123
Predação *ver* também Lotka-Volterra, modelo de predação
definição, 117-118
efeito da predação sobre, 71-73
Predador, população de (*P*)
ciclos (fig.), 145-146
crescimento, 131-133
parasitas, 153-157
Presa, população de *ver* Vítima, população de
Princípio da exclusão competitiva, 114-117
Princípios de ecologia animal, 247
Probabilidade (*P*)
de colonização local (p_i), 88-89
de encontro interespecífico (*PEI*) 226-229 (fig.) 228

de extinção local (p_e), 85-86
de persistência (P_n), 85-87
de persistência regional (P_x), 86-88
de sobrevivência até à idade x [$g(x)$], 52-55
de sobrevivência através da classe etária i (P_i), 60-61, 63
estocasticidade demográfica e, 16-18
modelo de amostragem passiva e, 173-176
Protection, faisões da ilha, 20-22
Pterostichus versicolor, estudo de metapopulação (fig.), 97-99
Pymatuning, Estudo de riqueza de espécies nas ilhas do lago, 178-180
Rarefação, 216-223
baseada em indivíduo X amostra, 220-221 cálculo, 221-223
curva de, 218-219, (fig.) 218
definição, 216-217
intervalo de confiança de 95%, 218
e *PEI* índice de diversidade, (fig.) 228
pressupostos da, 219-220
Rattus norvegicus, tempo de duplicação, 8-9
Razão predador-presa, modelos de, 153
Recursos
interações competitivas e, 102
no modelo de competição de Lotka-Volterra, 116-117
papel no modelo de crescimento exponencial, 10-12
populações de presas como, 130-131
Refúgios, 145-148
Relação espécies-área, 160-163, 236
Rendimento máximo sustentado. *ver* Rendimento ótimo
Rendimento ótimo, 258
na pesca comercial, 44-46
valor reprodutivo e, 70
Reposição, amostragem com e sem, 216-217
Reprodução iterópara, 53-54
Reprodução monocárpica, 53-54
Reprodução semelpara, 53-54
Reprodução, tipos de, *ver* Fecundidade, plano de, 53-54
Reservatório fonte (P),162-163
Resposta funcional (αV), 131
modelo de predação de Lotka-Volterra e (fig.), 140-145
Resposta funcional tipo I, (fig.), 140-141
Resposta funcional tipo II (fig.), 140-141
Resposta funcional tipo III (fig.), 141-144, 236
Resposta numérica (βV), 132-133
Restrições,237
sobre estratégias de vida, 70-73
Retardo (t), 4-5
modelo de crescimento exponencial e, 10
modelo de metapopulação e, 89-90
modelo logístico e (fig.), 33-36
Rhizophora mangle, experimentos de colonização, 176-178
Riqueza de espécies,
*Chao*1 índice, 224
definição, 212
X densidade de espécies, 223-224
estimadores assintóticos de, 224,-225
Pymatuning, pássaros das ilhas do lago, 178-180
Salada de frutas, analogia, 213-214
Santa Clara, plantas herbáceas em solos serpentinos do condado de, 95-98
Seleção K, 71-73
Seleção natural, 12
estratégias de vida e, 70
Seleção r-K, 71-73
Semi-Markov, modelo, 205-206
Senescência, 70
Shannon-Weiner índice, 225-226
Simberloff, Daniel, 173-176
Singleton, 214
Sistemas de classificação para dados de biodiversidade, 212-213
Sobre-exploração, 44-46
Sobrevivência da coorte [$S(x)$], 53-54, 238
Sobrevivência, plano de [$l(x)$], 53-55
cálculos da tabela de vida e, 55-57
estratégias de vida e, 70
matriz de Leslie e, 62-63
tipos de (curvas) (fig.), 55-57
Sobrevivência, probabilidade de [$g(x)$,P_i],51-52, (59-60)
até à idade x [$g(x)$],55-55
através da classe etária i (P_i), 60-61, 63
Sobreviventes, número de [$S(x)$], 52, 55
Solos serpentinos, 95-98
Soluções de equilíbrio, 106-107
modelo de predação de Lotka-Volterra e, 132-134
Spermophilus armatus, análise de tabela de vida (fig.),74-78

Substituição, taxa de (T),166
Sucessão, 184-185
modelo de facilitação, 184-187, 195-201)
modelo de inibição, 186-187, 197-201
modelo de tolerância, 187-188
modelos de autômato celular, 199-201
modelos de indivíduos, 201-202
modelos matriciais (Markov) de, 187-192, 205-206
primária vs. secundária,184-185
Sucessão primária, definição, 184-185
Sucessão secundária, 184-185
Sucessão, trajetórias de (fig.), 192-195
em comunidades de recife de coral (fig.), 206
Surrey (Inglaterra), estudo de imigração/extinção, 177-180
Swietenia mahogani, retardos em, 33-36
Tabela de vida estática, 66-67
Tabela de vida horizontal, 66-67
Tabela de vida vertical, 66-67
Tabelas de vida, *ver* Estrutura etária, modelo de crescimento com, 50, 52-53
Tamanho do corpo
predação e, 117-118
taxa intrínseca de crescimento e, 8-9
Tamanho populacional (N), 2
Ciclos
tempo de duplicação, 6-10
oscilações, 33-36
projeção, 6-8
equilíbrio estável ($N=K$), 29
Taxa de alimentação, 140-142
Taxa de crescimento (dN/dt)
isoclina, 107
modelo exponencial, 5-8, 29-32
modelo logístico, 26-33
per capita [$(1/N)(dN/dt)$], 30-33
Taxa de crescimento instantânea (r), 237, 238, 250-251
em populações de presa, 130-131
estrutura etária e, 50, 52, 58-61)
gerações discretas e, 11-15
matriz de Leslie e, 64-66, (74)
matriz de transição e, 74
modelo de competição de Lotka-Volterra e, 103-104
modelo de crescimento exponencial e, 5-10
modelo logístico e, 34-36
retardos e ($r\tau$), 33-36
tamanho do corpo e, 8-9
Taxa de encontro (α)
aleatório, 137-138
ciclos populacionais e, 137-138
no modelo predador-presa, 131
resposta funcional e, 148-153
Taxa de extinção. *ver* Extinção, taxa de, 163-169
Taxa de incremento finita (l), 11-15
comparada com taxa líquida de reprodução, 57-58
matriz de Leslie e,62, 74-75
matriz de transição e, 74
Taxa de mortalidade instantânea (d),4-5
Taxa de natalidade instantânea (b),4-5
Taxa de reprodução *ver* Taxa líquida de reprodução
Taxa intrínseca de crescimento *ver* Taxa de crescimento instantânea
Taxa líquida de reprodução (R_0), 55-58
Tempo de duplicação, 6-10
Tempo de geração (G), 57-58
Tempo de manuseio (h),140-141
Tempo de procura, 140-141
Teoria de amostragem estatística, curva de rarefação e cálculo, 222
Territorialidade, flutuações populacionais e, 40-44
Tico-ticos, flutuações populacionais (fig.), 40-44
Tragédia dos comuns, 46
Transição, matriz de, *ver* Leslie, matriz de; Markov, modelo de, 72-75, 79
equilíbrio (fig.), 191-192
estudo do cardo (fig.), 77-80
trajetórias de sucessão e (fig.), 192-195
Tribolium castaneum, tempo de duplicação, 8-9
Tribolium, predação intraguilda,117-118
Trichostrongylus tenuis, ciclos populacionais, 153-157
Tunicados, flutuações populacionais em, 41-45
Uinta, Análise de tabela de vida do Esquilo-do-chão de (fig.),74-78
Ursos arctos horribilis, flutuações populacionais (fig.),7
Ursos pardos, flutuações populacionais (fig.),7
Ursos, flutuações populacionais,7 (20-23)
Vacas, tempo de duplicação da população, 8-9

Valor reprodutivo [$v(x)$], 67-71
matriz de transição e, 74
Variação aleatória, na capacidade de suporte (fig.), 38-40
Variação periódica da capacidade de suporte (fig.), 38-41
Variância (σ), 263
da capacidade de suporte (fig.), 38-41
da taxa instantânea de crescimento, 241
do tamanho populacional, 15-16
estocasticidade e, 14-17
Verhulst, Pierre F., 28
Vermes
estudos de competição (fig.), 118-123
nematódeos, 153-157
Vermes intertidais, estudos de competição (fig.), 118-123
Vermes marinhos, estudos de competição (fig.), 118-123
Vetor da população, 62-63
Vetor de abundâncias, 59-60
Vetor de estados (s), 187-189
comunidades de recife de coral (fig.), 203-206
trajetórias de sucessão (fig.), 192-195
vegetação do deserto (fig.), 201-204
Vírus, tempo de duplicação, 8-9
Vítima, população de (V)
capacidade de suporte (fig.), 138-140
ciclos da (fig.), 135-138
crescimento, 130-133, 136-138
efeito de refúgio, 145-148
equilíbrio, 132-134
Volterra, Vito, 103-104, 130-131
Wilson, Edward O., 162-163
Yellowstone, População de ursos pardos do Parque Nacional de, 7

editora
PLANTA
www.editoraplanta.com.br

" Este livro atrai pelo rigor de suas proposições, pela amplitude dos temas que são tratados e pela clareza metodológica e filosófica. A estrutura, que é repetida em cada capítulo, reforça que a teoria da ecologia possui uma lógica compreensível e atraente. "

Dr. Paulo De Marco Jr.

ISBN 85-99144-04-9

9 785991 440493

www.editoraplanta.com.br